Vergleichende Untersuchungen zum Einfluß der Temperatur auf lichtinduzierte Chloroplastenverlagerungen

Der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg
zur
Erlangung des Doktorgrades
vorgelegt
von
Manfred Weisenseel
aus Regensburg

1967

Gustav Fischer Verlag, Stuttgart
1968

Als Dissertation genehmigt von der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Erlangen-Nürnberg

Tag der mündlichen Prüfung: 29. November 1967

Dekan: Prof. Dr. W. Haupt

1. Berichterstatter: Prof. Dr. W. Haupt

2. Berichterstatter: Prof. Dr. E. Haustein

Sonderdruck aus der «Zeitschrift für Pflanzenphysiologie», Band 59, Seite 56–69 und
Seite 153–171 (1968)

Aus dem Botanischen Institut der Universität Erlangen-Nürnberg

Vergleichende Untersuchungen zum Einfluß der Temperatur auf lichtinduzierte Chloroplastenverlagerungen

I. Die Wirkung verschiedener Lichtintensitäten auf die Chloroplastenanordnung und ihre Abhängigkeit von der Temperatur*)

Manfred Weisenseel

Mit 6 Abbildungen

Eingegangen am 17. Februar 1968

*) Erster Teil einer Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Erlangen-Nürnberg.

UNIV.
LEIDEN

Summary

Comparative Studies on the Temperature Dependence of Light-induced Chloroplast Movements

I. The Effect of Different Light Intensities on the Chloroplast Orientation as Influenced by Temperature

Contradicting results have been reported previously concerning the influence of temperature on phototactic chloroplast movements. It was necessary, therefore, to study this problem again with a uniform method. In this paper, the effect of light intensity on chloroplast orientation under the influence of temperature has been investigated, using *Lemna trisulca, Mougeotia* spec., and *Selaginella martensii.*

The following results were obtained, using long time irradiations with blue or red light:

1. The ranges of temperature in which chloroplast movements could be observed at all, are 1°–35° C in *Lemna,* 1°–30° C in *Mougeotia* and 5°–35° C in *Selaginella.*
2. In *Lemna,* the optimum intensity of blue light for the low intensity position and the intensity for the beginning of the high intensity response is shifted to lower values with decreasing temperature.
3. In *Mougeotia* as well as in *Selaginella* the efficacy of blue light at the onset of the high intensity response is enhanced by lowering the temperature.
4. The efficacy of red light, which is producing the low intensity response of *Mougeotia* as well as blue light, is not influenced by temperature. Curiously, however, lowering the temperature to 2° C, which still allows blue light induced movements, completely inhibits the red light response.
5. All three objects adapted to a strong light intensity near the indifference point.
6. It is argued that the temperature dependence of the action of blue light is based upon the interaction of different mechanisms which raise or diminish the orienting gradient, respectively.

Zusammenfassung

Aufgrund widersprüchlicher Ergebnisse in früheren Arbeiten sollte die Frage nach dem Einfluß der Temperatur auf die Chloroplastenbewegung mit einer einheitlichen Methode neu untersucht werden. Für die vergleichenden Untersuchungen wurden *Lemna trisulca, Mougeotia* spec. und *Selaginella martensii* ausgewählt. Zunächst wurden die Intensitäts-Effekt-Beziehungen bei 20° C ermittelt und ihre Gültigkeit bei anderen Temperaturen geprüft. Diese Versuche zeigten folgendes Ergebnis:

1. Der physiologische Temperaturbereich für Chloroplastenbewegungen erstreckte sich bei *Lemna* von 1°–35° C, bei *Mougeotia* von 1°–30° C und bei *Selaginella* von 5°–35° C.
2. Bei *Lemna* verschob sich das Intensitätsoptimum des Blaulichts für die Schwachlichtstellung und der Intensitätsbedarf für das Einsetzen der Starklichtreaktion mit sinkender Temperatur nach niedrigeren Werten.
3. Auch bei *Mougeotia* und *Selaginella* nahm der Intensitätsbedarf für das Einsetzen der Starklichtreaktion im blauen Licht mit sinkender Temperatur ab.
4. Im Gegensatz dazu wurde die Wirksamkeit des roten Lichtes, das bekanntlich ebenso wie das blaue Licht bei *Mougeotia* die Schwachlichtbewegung auslöst, von der Temperatur nicht beeinflußt. Eigenartigerweise drehten sich die Chloroplasten bei 2° C im Rotlicht nicht mehr, während bei dieser Temperatur im Blaulicht eine normale Reaktion möglich war.
5. Alle drei Objekte zeigten Adaptation an leichte Starklichtintensitäten, wobei die Chloroplasten nach anfänglicher Starklichtreaktion zur Schwachlichtbewegung übergingen.

1. Einleitung

Über die Kausalkette der lichtinduzierten Chloroplastenbewegungen ist noch recht wenig bekannt, mit Ausnahme der gut untersuchten Primärprozesse (Haupt, 1965). Für eine Analyse der Sekundärprozesse kommt dem Temperatureinfluß eine wichtige Bedeutung zu. Doch sind die bisherigen Literaturangaben über die Temperaturabhängigkeit der Chloroplastenbewegung so widersprüchlich, daß eine erneute Untersuchung unter Berücksichtigung aller Fehlerquellen geboten erscheint.

Während bei *Lemna* die Geschwindigkeit der Schwachlichtbewegung temperaturunabhängig, die der Starklichtbewegung jedoch temperaturabhängig ist (Zurzycka and Zurzycki 1950), wurde für *Mougeotia* gerade das Gegenteil gefunden (Mugele 1962).

Bevor jedoch der Einfluß der Temperatur auf die Bewegungsgeschwindigkeit exakt vergleichend untersucht werden kann, muß – im Hinblick auf eine Angabe bei Senn (1908; S. 119/120) – festgestellt werden, ob und in welcher Weise die Beziehungen zwischen Lichtintensität und Chloroplastenstellung von der Temperatur abhängen. Dieser Frage soll in der vorliegenden Arbeit nachgegangen werden; daraus ergeben sich dann neue Gesichtspunkte für die eingangs genannte Problemstellung.

2. Material und Methoden

2.1. Kultur der Versuchspflanzen und die Reaktionen ihrer Chloroplasten

Die Monokotyle *Lemna trisulca* wurde nach ihrer Isolierung aus einem Tümpel in dem Medium nach Pirson und Seidel (1950) angezogen. Das Medium wurde alle vier Wochen erneuert. Die abgedeckten Kulturgefäße (Petrischalen und Reagenzgläser) standen in einem Konstantraum bei 16° C, ca. 1000 Lux Weißlicht (Leuchtstoffröhren vom Typ Osram L und

Glühlampen) und einem Licht-Dunkelwechsel von 12 : 12 Stunden. *Lemna trisulca* sah frischgrün aus, wuchs langsam und vermehrte sich rein vegetativ*). Die durchschnittliche Sproßlänge betrug 6–9 mm. Die Zellen des einschichtigen, von einer oberen und einer unteren Epidermis eingeschlossenen Mesophyllgewebes am Sproßrand, die bei den Versuchen beobachtet wurden, enthielten reichlich linsenförmige Chloroplasten. Ihre Zahl war zwischen den einzelnen Zellen, aber auch unter den einzelnen Pflanzen verschieden; sie betrug ca. 200–400 in zehn Zellen. Diese Unterschiede hatten keinen signifikanten Einfluß auf das Reaktionsverhalten.

In Dunkelheit verteilen sich die Chloroplasten etwa gleichmäßig auf alle Zellwände («Dunkelstellung» oder «Apostrophe»). Bei Bestrahlung mit schwachem Licht senkrecht zur Fläche des Sprosses sammeln sich die Chloroplasten an den beiden periklinen Wänden («Schwachlichtstellung» oder «Epistrophe»). Bei Einstrahlung von starkem Licht suchen sie die antiklinen Wände auf («Starklichtstellung» oder «Parastrophe») (Abb. 1).

Die conjugate Grünalge *Mougeotia* spec. aus Tübingen wurde seit Jahren im Institut in Kultur gehalten. Sie wuchs bei 240 Lux Weißlicht in Erddekoktmedium mit einigen Mineralzusätzen:

100 ml Erddekokt
100 mg $NaNO_3$
100 mg $Na_2HPO_4 \cdot 12\,H_2O$
ad 1000 ml quarzdest. Wasser.

Die Algen kamen in Petrischalen mit ca. 6 ml Nährlösung. Das Medium wurde alle 7–10 Tage erneuert. Die übrigen Bedingungen waren die gleichen wie bei *Lemna*. *Mougeotia* vermehrte sich unter diesen Bedingungen reichlich vegetativ und hatte gut ausgebildete Chloroplasten.

Der einzige, plattenförmige Chloroplast der Zelle zeigt im schwachen Licht mit der Fläche zur Lichteinfallsrichtung («Flächenstellung»); bei starker Bestrahlung weist er mit der Schmalseite zum Licht («Profilstellung»). Im Dunkeln behält der Chloroplast die vorher eingenommene Lage annähernd bei (Abb. 1).

Der Moosfarn *Selaginella martensii* entstammte den vegetativ vermehrten Gewächshauskulturen, die MAYER (1965) verwendet hat; dort wird auch die Kulturmethode beschrieben.

Der einzige Chloroplast der oberen Epidermis liegt bei senkrecht zur Blattfläche einfallendem gedämpftem Tageslicht und im Dauerdunkel dem Boden und dem unteren Teil der Seitenwand an («Flächenstellung»). Bei starker senkrechter Bestrahlung verlagert er sich an eine Seitenwand («Profilstellung») (Abb. 1).

2.2. Herstellung der Präparate

Für die Untersuchungen an *Lemna* wurden die Endglieder eines Sproßsystems verwendet, die aus je einem Hauptsproß und ein oder zwei jungen Sprossen bestanden. Sie wurden nach ihrer Abtrennung mit der morphologischen Unterseite nach unten auf einen Objektträger gebracht, mit einigen Tropfen Kulturlösung umgeben und mit einem Deckglas abgedeckt. Dann kamen die Präparate für 2 Stunden bei 20° C in schwaches Blau-

*) Bei höheren Temperaturen (20–25° C) vermehren sich die Pflanzen zwar schneller, werden jedoch gelbgrün und sterben nach einigen Wochen ab. Auch Dauerbelichtung oder erhöhte Intensität (6000 Lux) kann diesen nachteiligen Temperatureffekt nicht kompensieren.

licht von 250 erg/cm² · sec. Anschließend wurden sie ausgelesen. Für die folgenden Versuche kamen nur Pflanzen in Betracht, die eine gute Schwachlichtstellung zeigten. Für jedes Präparat wurde die später auszuwertende Stelle, die stets in der Nähe einer Raphidenzelle im ersten Sproßdrittel lag, in einer Skizze festgehalten.

Da sich das Reaktionsverhalten der Pflanzen innerhalb von ca. 10 Tagen nicht änderte, konnten bei vergleichbaren Versuchen dieselben Präparate an aufeinanderfolgenden Tagen benutzt werden. Sie standen zwischen den Versuchen in einem Konstantraum bei 16° C und 150 Lux Weißlicht.

Bei inverser Lage der Sprosse konnte kein abweichendes Reaktionsverhalten beobachtet werden. Beide periklinen Wände erwiesen sich als gleichberechtigt; nur auf Grund

Abb. 1: Schematische Darstellung der möglichen Chloroplastenanordnungen bei senkrecht von oben einfallendem Licht.

ihrer verschiedenen Entfernung von der Lichtquelle wurden sie etwas unterschiedlich mit Chloroplasten besetzt (vgl. Zurzycki 1962). Die lichtzugewandten Außenwände trugen dabei ca. 10 Prozent mehr Plastiden als die lichtabgewandten.

Bei *Mougeotia* wurden kleine Stücke der lockeren Algenwatte als Objektträgerpräparate mit Kulturmedium angesetzt. Durch die starke Verflechtung der Algen lagen die einzelnen Fäden fest. Da die Lebensfähigkeit der Algen unter dem Deckglas auf ein bis zwei Tage begrenzt war, wurden für jeden Versuch neue Präparate mit Material aus derselben Kulturschale angefertigt. In jedem Präparat erfolgte die mehrmalige Auswertung im Verlauf eines Versuchs immer etwa an derselben Stelle an frei aus dem Verband abstehenden Fäden.

Bei *Selaginella* wurden die Endstücke mehrerer Sprosse hinter der ersten oder zweiten Verzweigung abgeschnitten und sofort als ganzes mit Leitungswasser infiltriert. Dann wurden von jedem Stück die ersten vier bis fünf normalgroßen Unterblätter hinter dem Vegetationspunkt abgetrennt und zusammen als Objektträgerpräparat in abgestandenem Leitungswasser angesetzt. Für jeden Versuch mußten neue Präparate angefertigt werden, da die Verlagerungsfähigkeit der Chloroplasten schon nach einigen Stunden stark nachließ.

2.3. Richten der Chloroplasten; Temperaturangleichung; Bestrahlungsmethode

Das Richten der Chloroplasten in eine definierte Ausgangsstellung erfolgte stets bei 20° C in einer Klimakammer. Zum Richten in die Dunkelstellung kamen die Präparate von *Lemna* ca. 12 Stunden in Dunkelheit. Auch vor dem Richten in die Schwachlichtstellung und Starklichtstellung standen sie zunächst 12 Stunden dunkel. Zur Erreichung der Schwachlichtstellung wurden sie anschließend mit 250 erg/cm² · sec Blaulicht (Glasfilter BG 12 + BG 18)[1]) 2 Stunden lang bestrahlt.

Die Starklichtstellung wurde durch eine einstündige Bestrahlung mit 30 000 erg/cm² · sec Blaulicht gleicher Zusammensetzung erreicht.

Zur Temperaturangleichung wurden die Präparate nach dem Richten sofort in die Versuchstemperatur gebracht, die sie nach 5–10 Minuten angenommen hatten[2]). Die Angleichzeit betrug 60 Minuten. Nach der Temperaturangleichung folgte eine kurze mikroskopische Kontrolle im roten Sicherheitslicht (Glasfilter OG 3 + KG 1).

Die Flächenstellung des *Mougeotia*-Chloroplasten wurde erreicht durch Weißlicht eines Leuchtstoffröhrensatzes vom Typ Osram-Fluora L 40 W (ca. 9000 erg/cm² · sec), das 1 Stunde lang senkrecht von oben durch einen Zylinder aus schwarzem Karton auf die Präparate fiel (vgl. SCHÖNBOHM, 1963). In Profilstellung wurden die Chloroplasten durch seitlich einfallendes Streulicht mit denselben Zeit- und Lichtverhältnissen gerichtet (vgl. HAUPT, 1959). Im Anschluß an das Richten kamen die Präparate in Dunkelheit, und zwar 40 min bei 20° C und anschließend noch 30 min bei Versuchstemperatur. Während dieser Zeit änderte sich die Ausgangslage nur unbedeutend. Das zur Kontrolle verwendete Sicherheitslicht am Mikroskop war grün (Glasfilter BG 18 + GG 14 + KG 1).

Bei *Selaginella* war die Ausgangslage für die Starklichtbewegung die Flächenstellung der Chloroplasten. Sie wurde erreicht, indem die ganzen, noch eingetopften Pflanzen ca. 24 Stunden im Dunkeln in einem Kasten mit hoher Luftfeuchtigkeit standen (vgl. MAYER, 1965). Nach der Präparation kamen die Objekte bei Versuchstemperatur für 60 Minuten ins Dunkle. Vor dem Richten in eine unvollständige Starklichtstellung, wie sie für die Schwachlichtbewegung als Ausgangsposition diente, standen die Pflanzen ebenfalls 24 Stunden dunkel. Nach dem Abtrennen der Unterblätter kamen die Präparate sofort 120 Minuten bei 20° C bzw. 60 Minuten bei 20° C und 60 Minuten bei 10° C in blaues Starklicht (Glasfilter BG 12) von 30 000 erg/cm² · sec. Das Sicherheitslicht war dasselbe wie bei *Lemna*.

Die Versuchsbelichtung erfolgte stets senkrecht von oben bei horizontal liegendem Objektträger mit kontinuierlichem Blaulicht oder Rotlicht bis zum Ende der Reaktion; die Präparate lagen auf mattschwarzem Untergrund.

2.4. Lichtquellen und Filter

Als Schwachlichtquellen dienten zwei Niedervoltlampen mit regulierbarer Spannung (Typ «Prado», Fa. Leitz) mit 24 Volt und 600 Watt Glühbirnen (Fa. Osram und Fa. Philips) und

[1]) über Filter siehe Kap. 2.4.

[2]) über Temperaturmessung siehe Kap. 2.5.

Agfa-Projektoren (300 Watt). Für die Starklichtversuche wurden zwei Xenon-Hochdruckbrenner (Typ XBO 500, Fa. Leitz) verwendet. Die Lichtquellen standen außerhalb der Bestrahlungskammern; ihr Licht fiel durch abgedichtete Öffnungen in den temperaturregulierten Raum.

Zur Aussonderung bestimmter Spektralbereiche wurden folgende Glas- und Interferenzfilter (Fa. Schott und Gen.) in den Strahlengang eingeschaltet:

Glasfilter:	Typ	durchlässig für
	BG 12 (2 mm)	300–550 nm und Infrarot
	BG 18 (4 mm)	320–650 nm und Infrarot
	OG 3 (2 mm)	> 550 nm

Interferenzfilter:	Typ	Wellenlänge (in nm)	max. Transmission (in %)	Halbwertsbreite (in nm)
	AL	448	48	20
	AL	665	59	21

Die Wärmestrahlung wurde ferngehalten durch die in die Lampen eingebauten Wärmeschutzfilter, durch zusätzliche Wärmeschutzgläser des Typs KG 1 (Fa. Schott) von 2 und 4 mm Dicke und durch Kühlung der Filter mit Ventilatoren. Die Lichtintensitäten wurden mit Thermosäulen (Fa. Kipp) über ein Multiflex-Galvanometer in erg/cm² · sec gemessen. Zur Messung sehr geringer Intensitäten diente ein Luxmeter, dessen Ausschläge für bestimmte Wellenlängen gegen die Energiemessung kalibriert wurden. Zur Umlenkung des Lichtes wurden Oberflächenspiegel benutzt. Für die Versuche mit sehr hohen Intensitäten wurden zusätzlich Sammellinsen in den Strahlengang gebracht.

2.5. Temperaturbedingungen und Temperaturmessung

Die Versuche wurden in temperaturkonstanten Bestrahlungsräumen durchgeführt, die zwischen 0° und 35° C auf ± 0,5° reguliert werden konnten.

Die Versuchstemperatur wurde an einem Vergleichspräparat, das aus Platzgründen im Dunkeln stand, mit einer an der Spitze abgeflachten, unter das Deckglas geschobenen Thermonadel gegen ein Eis-Wasser-Gemisch bestimmt und mehrmals im Verlauf eines Versuchs kontrolliert.

Nur bei Bestrahlung mit hohen Intensitäten (Glasfilter) trat eine Temperaturerhöhung im Präparatmedium auf, und zwar im starken Blaulicht um höchstens 1° C, im starken Rotlicht um 2° C. Dieser Anstieg war besonders bei mittleren Temperaturbereichen zu beobachten; in tiefen und hohen Temperaturen sorgte das öfter laufende Klimaaggregat für einen raschen Temperaturausgleich. Über die Temperaturen in der einzelnen Pflanzenzelle können keine Angaben gemacht werden; sie dürften aber nicht wesentlich von denen des umgebenden Mediums verschieden gewesen sein. Gelegentlich trat eine geringe Temperaturerhöhung im Präparat während der Auswertung durch den erwärmten Mikroskoptisch auf, die aber ohne beobachtbare Wirkung blieb. Alternierende Temperatur wurde durch abwechselndes Einstellen des Temperaturreglers auf 5° und 40° C erreicht. Dabei fiel bzw. stieg die Temperatur im Raum in einer Stunde um ca. 10°.

Die Temperaturangaben in den Abbildungen sind mit einer Schwankung von ca. ± 1° C zu verstehen.

2.6. Methoden der Auswertung

Bei *Lemna* diente die Zahl der Chloroplasten an den periklinen Wänden als Maßstab für die Stärke der Reaktion. Ihre Anzahl wurde mehrmals im Verlauf eines Versuches sowohl an den oberen lichtzugewandten als auch an den unteren lichtabgewandten Außenwänden in 10, 15 oder 20 benachbarten Zellen bestimmt; anschließend wurden die Werte von «oben» und «unten» addiert (vgl. Zurzycki, 1962). Die jeweilige Gesamtzahl der Plastiden an den peri-

klinen Wänden wurde dann ins Verhältnis gesetzt zur Zahl der Chloroplasten, die in denselben Zellen nach 120 Minuten in 250 oder 1250 erg/cm² · sec Blaulicht bei 20° C in Schwachlichtstellung lagen, wobei dieser Wert gleich 100 Prozent gesetzt wurde.

Zur Kontrolle wurden am Ende jeder Versuchsreihe die Präparate nochmals zwei Stunden lang mit schwachem Blaulicht bestrahlt. Pflanzen, die danach keine volle Schwachlichtstellung zeigten, also während der Versuche ihre optimale Reaktionsfähigkeit verloren hatten, kamen nicht in die endgültige Auswertung.

Bei den Versuchen mit *Mougeotia* wurden in jedem Präparat von fünf Algenfäden je 10 Zellen in der Nähe des Fadenendes ausgewertet; dabei wurde die Zahl der Chloroplasten in Flächen- bzw. Profilstellung bestimmt (vgl. HAUPT 1959).

Für die Aufzeichnung der Bewegungen der Epidermischloroplasten von *Selaginella* diente die Methode von MAYER (1965), wobei die Verlagerungsrichtung unberücksichtigt blieb. In einem Blättchen wurden 60 Zellen ausgewertet. Die Lage des Chloroplasten in der Zelle wurde in fünf Gruppen eingeteilt: 0 = Flächenstellung; 1 = 25 %, 2 = 50 %, 3 = 75 %, 4 = 100 % des möglichen Wanderweges zurückgelegt.

Die mehrmalige mikroskopische Auswertung während des Ablaufs einer Reaktion erfolgte stets im Sicherheitslicht bei 675- bzw. 150facher Vergrößerung. Sie unterbrach die Dauerbestrahlung jeweils für zwei bis drei Minuten.

Die Punkte in den Kurven stellen Mittelwerte dar aus einer größeren Zahl von Versuchen an verschiedenen Tagen.

3. Experimenteller Teil

3.1. Der physiologische Temperaturbereich

Alle untersuchten Objekte zeigten bei ca. 0° C fast keine Reaktion mehr. Die Präparate wurden aber selbst bei mehrstündigem Liegen auf Eis nicht merklich geschädigt und ließen bei anschließender Erwärmung auf 20° C normales Verhalten erkennen. Bei *Lemna* und *Mougeotia* wurden von ca. 1° bis 35° bzw. 30°, bei *Selaginella* von ca. 5° bis 35° Chloroplastenverlagerungen beobachtet.

Im Temperaturbereich $> 35°$ bzw. $> 30°$ C kontrahierten sich die Chloroplasten von *Selaginella* und *Mougeotia* zunehmend, wobei die Kontraktion nach einigen Stunden irreversibel war, und die Chloroplasten von *Lemna* verklumpten. Dann verloren die Plastiden ihre Bewegungsfähigkeit. Auch die Zellen waren bei diesen Temperaturen nach einiger Zeit geschädigt. Die genannten Temperaturgrenzen dürften zum größten Teil spezifisch für die betreffenden Objekte sein, teilweise jedoch auch mit den Anzuchtbedingungen zusammenhängen.

3.2. Der Intensitätsbedarf bei verschiedenen Temperaturen

Wie durch die Begriffe «Starklichtstellung» und «Schwachlichtstellung» zum Ausdruck kommt, gehören zu bestimmten Lichtintensitäten bestimmte Chloroplastenstellungen. Diese Beziehungen werden im folgenden quantitativ dargestellt. Dazu wurde für *Lemna* und *Mougeotia* die Wirkung verschiedener Intensitäten zunächst für 20° ermittelt und anschließend die Gültigkeit der gefundenen Beziehungen in anderen Temperaturbereichen geprüft. Da bei tiefen Temperaturen auf Grund einiger Vorversuche mit einer Verlangsamung der Plastidenbewegungen zu rechnen war, wurde die Bestrahlungszeit für das verwendete Dauerlicht bei *Lemna* auf drei Stunden, bei *Mougeotia* auf acht bis neun Stunden ausgedehnt. Nach diesen Zeiten war in jedem Fall die Reaktion beendet.

Dabei ergab sich für die, bei den einzelnen Lichtintensitäten erreichbaren Endstellungen, folgendes überraschende Ergebnis (vgl. auch HAUPT und WEISENSEEL 1966):

Für *Lemna* wurde zur Ausbildung voller Schwachlichtstellung, ausgehend von der Verteilung im Dunkeln, bei niederen Temperaturen wesentlich weniger Intensität an Blaulicht benötigt als bei höheren (Abb. 2).

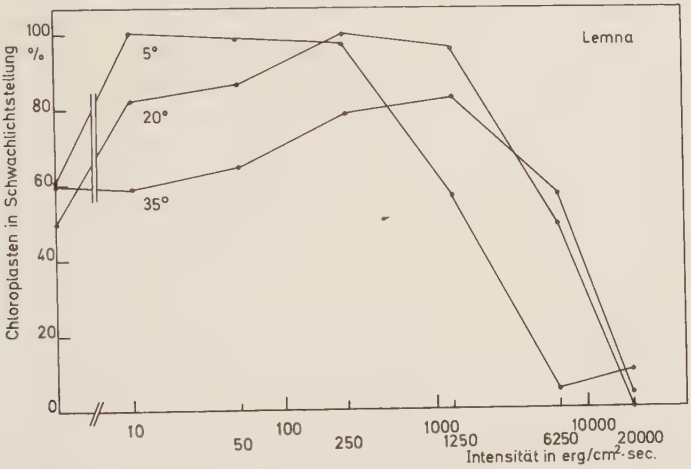

Abb. 2: Verteilung der Chloroplasten bei *Lemna* in Abhängigkeit von der Lichtintensität bei verschiedenen Temperaturen nach drei Stunden kontinuierlicher Belichtung mit Blaulicht (BG 12 + BG 18). Ausgangslage: Dunkelstellung.

Vergleicht man 5° und 35°, so beträgt das Intensitätsverhältnis ca. 1 : 100. Der Übergang zur Starklichtreaktion trat bei tiefen Temperaturen schon mit geringeren Intensitäten ein als bei höheren Temperaturen. Das Intensitätsoptimum für die Schwachlichtstellung und für das Einsetzen der Starklichtbewegung verschob sich also mit steigender Temperatur nach höheren Werten. Zusätzliche Versuche bei den Temperaturen 10° und 30° zeigten, daß die Verschiebung der Intensitätsoptima stetig war.

Ähnliche Kurven, wie die dargestellten, ergaben sich bei mehrstündiger kontinuierlicher Belichtung und Erhöhung der Intensität um das 5fache nach jeweils 60 Minuten. Es wurden dabei die Temperaturen 5°, 10°, 20°, 30° und 35° geprüft.

Die gefundenen Intensitäts-Effekt-Beziehungen und ihre Abhängigkeit von der Temperatur konnten an Material, das frisch vom natürlichen Standort beschafft wurde, bestätigt werden.

Während der Dunkelzeit nach dem Richten nahm die Zahl der Chloroplasten an den periklinen Wänden bei niederen Temperaturen immer um ca. 5–10 % gegenüber den Ausgangswerten zu. Eine Zunahme bei hohen Temperaturen trat nur gelegentlich auf. Ein Grund für dieses Verhalten wurde bisher nicht gefunden.

Im Zusammenhang mit den Untersuchungen zum Intensitätsbedarf für einzelne Chloroplastenstellungen konnte auch nachgewiesen werden, daß das Reizmengengesetz

für Dauerlicht nicht gültig ist. Jeder Lichtintensität entsprach eine bestimmte Chloroplastenanordnung. Es konnte beispielsweise eine zu geringe Intensität für das Erreichen der vollen Schwachlichtstellung nicht durch eine Verlängerung, eine zu hohe nicht durch eine Verkürzung der Bestrahlungszeit ausgeglichen werden.

Bei *Mougeotia* wurde im *Blaulicht* eine ähnliche Abhängigkeit der Lichtwirkung von der Temperatur gefunden. Wie die Abb. 3 a zeigt, bedurfte es mit steigender Temperatur

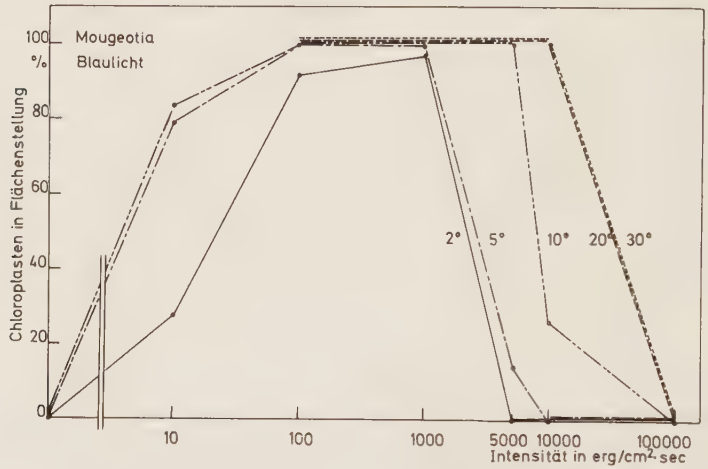

Abb. 3 a

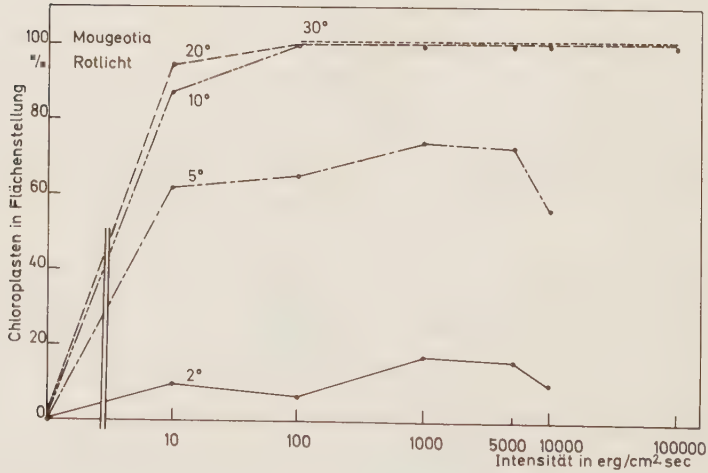

Abb. 3 b

Abb. 3 a und b: Stellung der Chloroplasten von *Mougeotia* in Abhängigkeit von der Lichtintensität bei verschiedenen Temperaturen, a) im Blaulicht (AL 448 bzw. BG 12), b) im Rotlicht (AL 665 bzw. OG 3). Belichtung kontinuierlich 8–9 Stunden. Ausgangslage: Profilstellung.

zunehmend höherer Lichtintensitäten, um eine Starklichtreaktion auszulösen. Der Intensitätsbedarf verschob sich jedoch, im Gegensatz zu *Lemna*, im Bereich niedriger Intensitäten nicht. Dies könnte mit der Komplikation zusammenhängen, die sich aus der Mitwirkung des Phytochroms bei der Schwachlichtbewegung von *Mougeotia* ergibt (s. S. 68).

Im reinen *Rotlicht* zeigten sich dagegen ganz andere Verhältnisse (Abb. 3 b). Zunächst gibt es im Rotlicht erwartungsgemäß nur Schwachlicht-, keine Starklichtreaktion (Schönbohm 1963). Dann aber fällt besonders auf, daß bei 2° fast keine Drehung der Chloroplasten aus der Profilstellung mehr beobachtet werden kann. Wie aber die Versuche im Blaulicht zeigten, wäre bei dieser Temperatur eine normale Schwachlichtbewegung durchaus noch möglich.

Bemerkenswert ist eine weitere Beobachtung:

Bei niederen Intensitäten und hohen Temperaturen kontrahierten sich die Chloroplasten im Verlauf einiger Stunden irreversibel, und die Algenfäden begannen zu zerfallen. Mit steigender Intensität nahm jedoch die Toleranz der Zellen sowohl im blauen als auch im roten Spektralbereich zu.

Die Temperaturabhängigkeit der Blaulichtwirkung ließ sich bei *Lemna* und *Mougeotia* besonders eindrucksvoll mit alternierender Temperatur nachweisen (Abb. 4): Wurde konstant mit einer Intensität eingestrahlt, die im Grenzbereich zwischen Schwachlicht und Starklicht lag, und dabei die Temperatur langsam geändert, so konnte ein wiederholtes Umschlagen der Reaktion beobachtet werden. Je nach Temperatur trat eine Starklicht- oder eine Schwachlichtbewegung auf. Hierüber wurde bereits kurz berichtet (Weisenseel und Haupt 1967).

Nach diesen Befunden wurde an *Selaginella* mit der gleichen Methode geprüft, ob auch bei diesem Objekt die Wirkung des Blaulichtes temperaturabhängig ist. Bei sehr lichtempfindlichem Material konnte ein ähnliches Verhalten wie bei *Lemna* und *Mougeotia* gefunden werden (Abb. 5). Eine erneute Starklichtreaktion bei wieder sinkender Temperatur wurde allerdings nur in einem Fall beobachtet; normalerweise bleiben die Chloroplasten in Flächenstellung. Dieses Verhalten hängt wahrscheinlich, wie auch spätere Versuche ergaben, mit einem allgemeinen Verlust an Bewegungsfähigkeit zusammen, der durch die Präparationsmethode bedingt sein dürfte. Die Kontrollen bei 10° zeigten, daß es sich bei der Rückkehr der Chloroplasten zur Flächenstellung mit steigender Temperatur nicht um eine Adaptationserscheinung handelte (s. u.). Auf Grund dieser Beobachtungen kann auch für *Selaginella* als nachgewiesen gelten, daß der Intensitätsbedarf im blauen Spektralbereich von der Temperatur abhängt.

3.3. Adaptationserscheinungen

Wiederholt wurden bei Einstrahlung von Intensitäten, die an der Grenze zwischen Schwachlicht- und Starklichtwirkung lagen, bei konstanter Temperatur Adaptationserscheinungen beobachtet (Abb. 6). Nach einer anfänglichen Starklichtreaktion begannen nach einiger Zeit die Chloroplasten in Schwachlicht- bzw. Flächenstellung zurückzukehren. Die Erklärung für diese Erscheinung dürfte zum Teil im Bereich der Sekun-

därprozesse liegen. Dabei wird ein Mechanismus vermutet, der durch allmähliche Steigerung seiner Leistungsfähigkeit in der Lage ist, den im Licht aufgebauten Gradienten zunehmend rascher abklingen zu lassen.

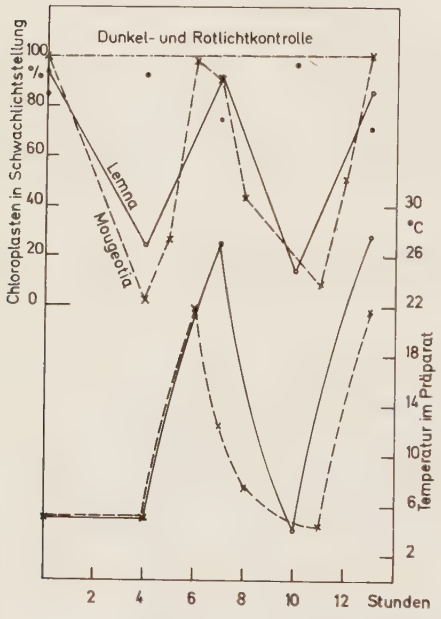

Abb. 4

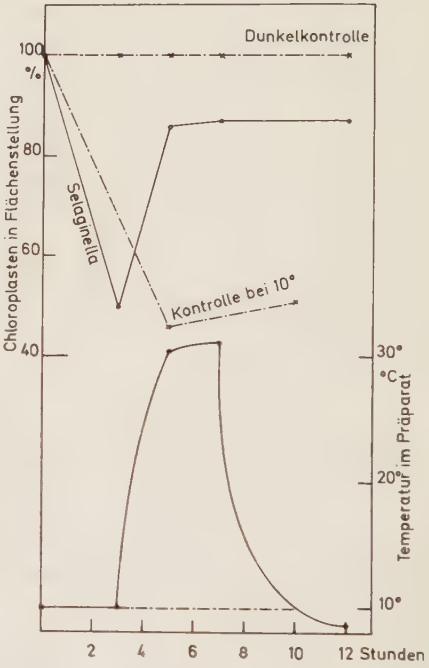

Abb. 5

Abb. 4 und 5: Stellung der Chloroplasten (oben) im Blaulicht konstanter Intensität in Abhängigkeit von zeitlich wechselnder Temperatur (unten). Ausgangslage: Schwachlicht- bzw. Flächenstellung.

Abb. 4: *Lemna* (o——o) 6000 erg/cm² · sec (BG 12 + BG 18); ● = Dunkelkontrollen. *Mougeotia* (x – – – x) 10 000 erg/cm² · sec (AL 448).

Abb. 5: *Selaginella* 1500 bis 2000 erg/cm² · sec (BG 12).

Das Ergebnis ist methodisch von Bedeutung: Sowohl wegen der Temperaturabhängigkeit des Intensitätsbedarfs als auch wegen der Adaptationserscheinungen sollten solche Grenz-Intensitäten nicht verwendet werden, wenn definierte Chloroplastenstellungen gefordert werden.

4. Diskussion

Der Wirkungsgrad des blauen Lichtes auf die Orientierungsbewegung der Chloroplasten erwies sich bei *Lemna*, *Mougeotia*, *Selaginella* und *Mesotaenium* (GÄRTNER, unveröffentlicht) als temperaturabhängig. Über eine ähnliche, qualitative Beobachtung an Meeresdiatomeen berichtete SENN (1908) Diese Erscheinung, die somit wahrscheinlich weit verbreitet ist, könnte folgendermaßen verstanden werden:

Aus den phototaktischen Bewegungen der Chloroplasten im Blaulicht ist zu schließen, daß als Folge des Absorptionsgradienten in der Zelle ein biochemischer oder biophysikalischer Gradient (sekundärer Gradient) aufgebaut wird. Da dieser im blauen Licht gebildete Gradient nur durch Dauerbestrahlung oder intermittierende Belichtung mit sehr kurzen Dunkelphasen (vgl. Zurzycka and Zurzycki 1954; Mugele 1962 und Schönbohm 1963) aufrechtzuerhalten ist und im Dunkeln bald verloren geht, kann angenommen werden, daß in der Zelle zwei antagonistische Prozesse ablaufen: Aufbau des Gradienten – Abbau des Gradienten. Der Aufbau des Gradienten ist lichtabhängig; bei der Desaktivierung der sehr kurzlebigen angeregten Photoreceptormoleküle wird die Energie auf Folgeprozesse übertragen, aus denen der Gradient resultiert. Diese Prozesse

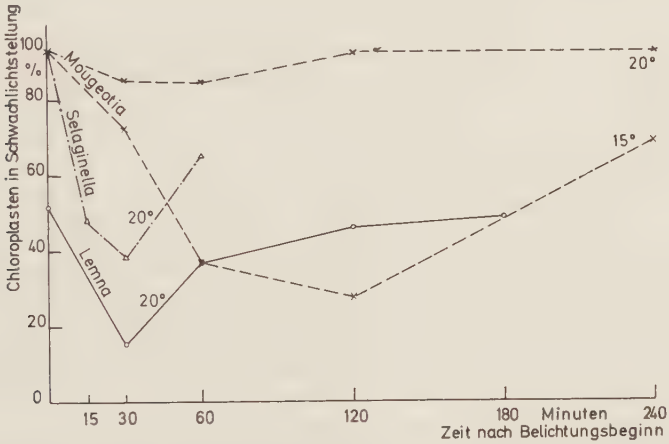

Abb. 6: Abhängigkeit der Chloroplastenstellung von der Zeit bei konstanter Blaulichtintensität und Temperatur. *Lemna* (o——o) wie Abb. 4; 20°. *Mougeotia* (x – – – x) wie Abb. 4, 15° und 20°. *Selaginella* (△ –·–·–·–△ aus Mayer 1965) 1800 erg/cm² · sec; Zimmertemperatur.

dürften sehr schnell ablaufen und im untersuchten Bereich praktisch temperaturunabhängig sein. Beim Abklingen des Gradienten können enzymatische Reaktionen angenommen werden, die temperaturabhängig sind. Aus diesen Annahmen ergäbe sich, daß der sekundäre Gradient bei den verschiedenen untersuchten Temperaturen etwa gleich schnell aufgebaut, aber verschieden schnell abgebaut würde. Je schneller aber der Gradient abgebaut wird, desto mehr Lichtenergie muß ständig eingestrahlt werden, um diesen Abbau zu kompensieren, d. h. um ein bestimmtes Niveau zu halten. Somit könnte in niederer Temperatur mit geringerer Lichtintensität als in höherer Temperatur der optimale Wert für die Schwachlichtstellung der Chloroplasten und die Schwelle für das Einsetzen der Starklichtreaktion erreicht werden.

Für unsere Annahme eines schnellen Gradientenaufbaus und eines temperaturbeeinflußten Abbaus, die sich besonders bei Betrachtung der Kurven aus den Versuchen

mit alternierender Temperatur aufdrängt (Abb. 4 u. 5), scheinen auch noch andere Ergebnisse zu sprechen:

Bei den Untersuchungen zur Adaptation an Grenzintensitäten (Abb. 6) fällt auf, daß die Umkehrpunkte der Reaktion von der Temperatur abhängen; sie treten bei 20° zeitlich früher ein als bei 15°. Zum anderen zeigt bei *Lemna* die größere Zahl der Chloroplasten, die in niederer Temperatur an den periklinen Wänden beim Übergang von der Starklichtstellung zur Dunkelstellung beobachtet wurde (siehe Teil II), daß der Gradient bei niederer Temperatur über einen längeren Zeitraum den Charakter eines Schwachlichtgradienten hat; dies bedeutet aber, daß er in niederer Temperatur langsamer abgebaut wird als in höherer Temperatur. Auch die Ergebnisse MUGELES (1962), der bei niederen Temperaturen eine länger anhaltende Wirkung des intermittierenden Blaulichtes fand, stützen unsere Hypothese.

Die Tatsache, daß bei allen oben genannten Objekten übereinstimmend eine Temperaturabhängigkeit der Wirkung des blauen Lichtes zu beobachten ist, paßt gut zu der Vorstellung, daß die Lichtabsorption stets durch ein und dasselbe Pigment vollzogen wird; viele Beobachtungen sprechen dafür, daß es sich dabei um ein Flavin handelt (HAUPT 1965; MAYER 1966; ZURZYCKI 1967). Dann dürften auch die unmittelbar sich anschließenden Folgeprozesse noch überall die gleichen sein.

Das scheint auch für *Mougeotia* zuzutreffen, solange wir die Blaulichtwirkung allein betrachten. Dagegen tritt hier eine Komplikation dadurch ein, daß die Schwachlichtbewegung auch durch Lichtabsorption im Phytochrom induziert werden kann (HAUPT 1959). Auf Grund dieser gut untersuchten Phytochromwirkung wurde bisher angenommen, daß auch die Blaulicht-induzierte Schwachlichtbewegung durch Absorption im Phytochrom vermittelt wird. Dagegen spricht jedoch die Beobachtung, daß bei 2° C Rotlicht nicht mehr wirksam ist, wohl aber Blaulicht. Wir hätten also für die Schwachlichtbewegung von *Mougeotia* zwei verschiedene Photorezeptoren anzunehmen – Phytochrom und Flavin –, und die Versuche SCHÖNBOHMS (1966, 1967) zeigen, daß auch bei der Starklichtbewegung dem Phytochrom zusätzlich zum blauabsorbierenden Pigment eine entscheidende Bedeutung zukommt. Auf Grund dieser Ergebnisse wird für die Gradientenbildung bei *Mougeotia* folgende Hypothese vorgeschlagen:

Bei dem vermuteten Wirken von zwei Pigmentsystemen kann einmal daran gedacht werden, daß beide unabhängig voneinander wirken und verschiedene oder gleiche sekundäre Gradienten errichteten, aber auch, daß beide zusammenhängen und gemeinsam *einen* sekundären Gradienten bilden. Um die Übereinstimmung mit *Lemna* und *Selaginella* herzustellen, wird der zweite Fall angenommen und das im Blaulicht absorbierende Pigment als Grundlage für die Gradientenbildung betrachtet. Das Phytochrom könnte seine Wirkung dann dadurch entfalten, daß durch Licht induzierte Umwandlungsprodukte des P_{660} (vgl. z. B. SIEGELMAN et al. 1966) enzymatisch in das den sekundären Gradienten aufbauende System des gelben Pigmentes eingreifen und dieses zur Gradientenbildung auch dann veranlassen, wenn im gelben Pigment kein Licht absorbiert wird. Für diese Möglichkeit spricht der Nachweis, daß eine Induktionsbelichtung mit Hellrot bei niederen Temperaturen einige Stunden konservierbar ist (MUGELE

1962). Eine wichtige Voraussetzung für das Zusammenwirken beider Pigmentsysteme, nämlich ihre räumliche Nachbarschaft, darf auf Grund unserer bisherigen Kenntnisse angenommen werden: Beide sollen in den äußersten Cytoplasmaschichten lokalisiert sein (Haupt 1965; Mayer 1965, 1966; Zurzycki, 1967).

Mit dieser Hypothese ließe sich beispielsweise das Ausbleiben einer Reaktion bei *Mougeotia* im Rotlicht in 2° besser verstehen. Bei dieser Temperatur könnte nämlich die enzymatische Wirkung von Gliedern des Phytochromsystems blockiert sein, und dadurch entstände kein Gradient mehr. Ferner ließe sich damit deuten, daß der Intensitätsbedarf im schwachen Blaulicht bei *Mougeotia*, im Gegensatz zu *Lemna*, von der Temperatur unabhängig ist. Das durch das Blaulicht mit angeregte Phytochromsystem könnte das bei höheren Temperaturen vermutlich bestehende Defizit an Prozessen, die im Flavin-System ablaufen und den sekundären Gradienten aufbauen, kompensiert haben.

Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Literatur

Haupt, W.: Planta *53*, 484–501 (1959).
– Ann. Rev. Plant Physiol. *16*, 267–290 (1965).
Haupt, W., und M. Weisenseel: Naturwiss. *53*, 411–412 (1966).
Mayer, F.: Z. Bot. *52*, 346–381 (1965).
– Z. Pflanzenphysiol. *55*, 65–70 (1966).
Mugele, F.: Z. Bot. *50*, 368–388 (1962).
Pirson, A., und F. Seidel: Planta *38*, 431–473 (1950).
Schönbohm, E.: Z. Bot. *51*, 233–276 (1963).
– Z. Pflanzenphysiol. *55*, 278–286 (1966).
– Z. Pflanzenphysiol. *56*, 366–374 (1967).
Senn, G.: Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzenchromatophoren. Wilhelm-Engelmann, Leipzig (1908).
Siegelman, H. W.; B. C. Turner and S. B. Hendricks: Plant Physiol. *41*, 1289–1292 (1966).
Weisenseel, M., und W. Haupt: Naturwiss. *54*, 145 (1966).
Zurzycka, A., and J. Zurzycki: Acta Soc. Bot. Polon *20*, 665–681 (1950).
– Acta Soc. Bot. Polon *23*, 279–288 (1954).
Zurzycki, J.: Acta Soc. Bot. Polon *31*, 489–558 (1962).
– Europ. Photobiol. Congr. Hvar, Abstr. p. 131–134 (1967).

Dr. M. Weisenseel, Botanisches Institut, 852 Erlangen, Schloßgarten 4.

Aus dem Botanischen Institut der Universität Erlangen-Nürnberg

Vergleichende Untersuchungen zum Einfluß der Temperatur auf lichtinduzierte Chloroplastenverlagerungen

II. Die statistische Bewegungsgeschwindigkeit der Chloroplasten und ihre Abhängigkeit von der Temperatur*)

Manfred Weisenseel

Mit 15 Abbildungen

Eingegangen am 4. März 1968

Summary

Comparative Studies on the Temperature Dependence of Light-Induced Chloroplast Movements

II. The Velocity of Chloroplast Movements and its Dependence on Temperature

The paper deals with the influence of temperature on the light-induced chloroplast movements. Using a comparable method the question was investigated in *Lemna trisulca*, *Mougeotia* spec. and *Selaginella martensii*. It was important to consider the data from a preceding paper (Weisenseel 1968) concerning the influence of temperature on the efficacy of light with regard to the chloroplast orientation, i. e. the observation that the effect of blue light on the chloroplast position is enhanced with decreasing temperature.

1. The velocity of the low intensity response in continuous blue light (*Lemna*, *Mougeotia* and *Selaginella*) and in continuous red light (*Mougeotia*) is influenced by temperature.
2. The velocity of the high intensity response in continuous blue light in all three objects is also affected by temperature.
3. The movements that start with the onset of darkness were examined only in *Lemna*; they are likewise influenced by temperature.
4. The Q_{10} values are of the order of 2 to 4 at low temperatures. They decrease with rising temperature.
5. Differences in velocity between the above mentioned types of movements are argued to be based partly on the energy delivering system underlying the responses.
6. The discrepancies of the present results to those of former investigators can be explained by the fact that so far the temperature-influenced effectiveness of blue light has not been considered.

Zusammenfassung

Bei *Lemna trisulca*, *Mougeotia* spec. und *Selaginella martensii* wurde mit vergleichbarer Methodik die Geschwindigkeit der Chloroplastenverlagerung in Abhängigkeit von der Temperatur untersucht. Dabei wurde insbesondere berücksichtigt, daß der Intensitätsbedarf für die verschiedenen Chloroplastenstellungen von der Temperatur abhängig ist (vgl. Weisenseel 1968). Auf der Grundlage dieser Beobachtung ist auch eine Erklärung wesentlicher Widersprüche unserer Ergebnisse gegenüber früheren Angaben möglich.

*) Zweiter Teil einer Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Erlangen-Nürnberg.

Folgende Ergebnisse wurden erhalten:

Die Geschwindigkeiten aller Bewegungstypen (Schwachlicht-, Starklicht-, Dunkelbewegungen) erwiesen sich zumindest bei niederen Temperaturen in den geprüften Fällen als temperaturabhängig. Die Q_{10}-Werte betragen bei niederen Temperaturen 2–4 und nehmen mit steigender Temperatur ab.

Die Unterschiede in den Geschwindigkeiten der einzelnen Bewegungstypen können mindestens teilweise auf der Basis des Energiehaushaltes gedeutet werden.

Einleitung

Die Untersuchungen zur Frage des Temperatureinflusses auf die Chloroplastenbewegungen, die uns einen Einblick in die noch wenig bekannten Folgereaktionen geben können, führten an verschiedenen Objekten bei denselben Bewegungstypen zu recht widersprüchlichen Ergebnissen.

So erwies sich die Geschwindigkeit der Schwachlichtbewegung als temperatur*abhängig* bei *Funaria* (SENN 1908), *Vaucheria sessilis* (FISCHER-ARNOLD 1962) und *Mougeotia* (MUGELE 1962), als temperatur*unabhängig* dagegen bei *Lemna trisulca* (ZURZYCKA und ZURZYCKI 1950). Ein Einfluß der Temperatur auf die Geschwindigkeit der Starklichtbewegung konnte bei *Lemna trisulca* (ZURZYCKA und ZURZYCKI 1950) und *Selaginella martensii* (MAYER 1965) gefunden werden, dagegen nicht bei *Vaucheria sessilis* (FISCHER-ARNOLD 1962) und *Mougeotia* (MUGELE 1962). Die Verlagerungsgeschwindigkeit der Chloroplasten von der Lichtstellung zur Dunkelstellung hin zeigte eine Temperaturabhängigkeit bei *Funaria* (SENN 1908) und *Lemna trisulca* (ZURZYCKA und ZURZYCKI 1950).

Diese auffallenden Unterschiede verwunderten noch mehr, als bei *Mougeotia* (FETZER 1963) und *Lemna trisulca* (ZURZYCKI 1965) gezeigt werden konnte, daß dieselben energieliefernden Stoffwechselprozesse an einander entsprechenden Bewegungstypen beteiligt sind. Auch bei der Absorption der für die Chloroplastenverlagerung wirksamen Strahlung scheint bei den meisten der bisher untersuchten Pflanzen das nämliche Pigmentsystem – vermutlich ein Flavin – beteiligt zu sein (HAUPT 1965)*). Auf Grund dieser Ergebnisse können wir vermuten, daß bei verschiedenen Objekten die gleichen oder ähnlichen Folgereaktionen ablaufen.

Daher erschien es uns notwendig, den Einfluß der Temperatur auf die Chloroplastenbewegung erneut bei einigen Objekten mit einer einheitlichen Methode vergleichend zu bearbeiten. Eine solche Untersuchung wurde um so mehr nötig und sinnvoll, als sich bei einleitenden Versuchen zur Ermittlung der Intensitäts-Effekt-Beziehung zeigte, daß übereinstimmend bei drei Pflanzen die Wirksamkeit des Blaulichts von der Temperatur abhängt, und daß sich die Zellen an gewisse Starklichtintensitäten adaptieren können (WEISENSEEL 1968). Aufbauend auf diesen, besonders für die zu verwendende Methode wichtigen Befunden, ergaben die folgenden Untersuchungen dann auch neue Ergebnisse. Diese zeigen die durchschnittliche (statistische) Bewegungs-

*) Eine gewisse Ausnahme bilden *Mougeotia* und *Mesotaenium* (HAUPT 1959, SCHÖNBOHM 1966, HAUPT u. THIELE 1961, DORSCHEID u. WARTENBERG 1966).

geschwindigkeit einer größeren Zahl von Chloroplasten; sie sagen jedoch nichts über die Geschwindigkeit individueller Plastiden aus.

Material und Methoden

Für die Versuche wurden *Lemna trisulca, Mougeotia* spec. und *Selaginella martensii* verwendet. Die Chloroplastenstellungen dieser Objekte (Dunkel-, Schwachlicht- und Starklichtstellung) sind bei Weisenseel (1968) zusammengestellt und definiert (vgl. auch Abb. 1). Dort finden sich auch nähere Angaben über Anzucht der Versuchspflanzen und ihre Vorbereitung zum Versuch.

Für die Untersuchungen wurden die Pflanzen als Objektträgerpräparate in Kulturmedium bzw. Wasser angelegt. Das Richten der Chloroplasten in eine bestimmte Ausgangslage (Dunkel-, Schwachlicht- oder Starklichtstellung) erfolgte stets bei 20° C in einer Klimakammer. Anschließend kamen die Präparate für 30 min (*Mougeotia*) oder 60 min (*Lemna, Selaginella*) unter den entsprechenden Lichtbedingungen in die Versuchstemperatur. Wegen der Temperaturabhängigkeit der Lichtwirkung (Weisenseel 1968) mußte bei *Lemna* während dieses Temperaturausgleiches die Lichtintensität erhöht oder erniedrigt werden, wenn die volle Schwachlichtstellung bei hoher oder niederer Temperatur erhalten bleiben sollte (vgl. auch die Intensitätsangaben auf S. 156).

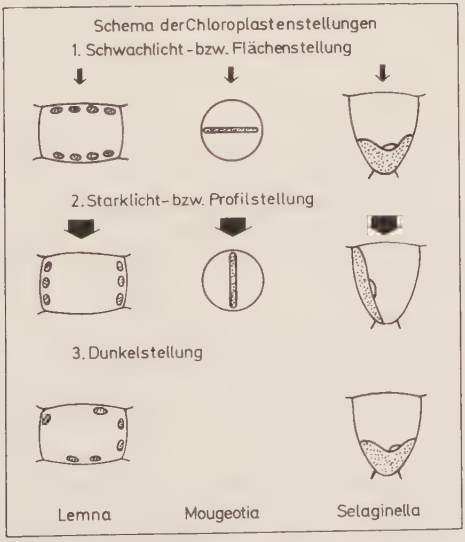

Abb. 1: Schematische Darstellung der möglichen Chloroplastenanordnung bei senkrecht von oben einfallendem Licht.

Nach der Temperaturangleichung wurden die Objekte senkrecht von oben mit blauem oder rotem Dauerlicht (Glasfilter BG12, BG18, OG3; Interferenzfilter AL448, AL665) bis zum Ende der Reaktion bestrahlt und in Abständen von 15, 30 oder 60 min mikroskopisch im Sicherheitslicht ausgewertet (GG14 + BG18 bei *Mougeotia*, OG3 bei *Lemna* und *Selaginella*). Die Reaktion wurde stets in Prozent des bei 20° C maximal möglichen Schwachlichtwertes ausgedrückt (Weisenseel 1968). In Einzelfällen können dadurch auch Reaktionswerte $> 100\,\%$ auftreten (vgl. Abb. 2) Die Reaktionsgeschwindigkeit ist die Änderung dieses Reaktionswertes

bezogen auf die Zeit. Aus dem Vergleich der Reaktionsgeschwindigkeiten bei verschiedenen Temperaturen konnten Q_{10}-Werte berechnet werden.

Die Temperaturangaben sind jeweils mit einer Genauigkeit von $\pm$ 1° C anzusehen; $<$ 1° C bedeutet, daß die Präparate in diesem Falle auf Eis lagen. Die statistische Sicherung der Ergebnisse erfolgte mit Hilfe der Meßreihenstatistik (t-Test).

Experimenteller Teil

1. Schwachlichtbewegungen

Lemna trisulca

Bei *Lemna* lassen sich je nach Ausgangsverteilung der Chloroplasten zwei Typen der Schwachlichtbewegung unterscheiden: Von Dunkelstellung in Schwachlichtstellung und von Starklichtstellung in Schwachlichtstellung.

Die Verlagerungsgeschwindigkeit wurde für den ersten Fall bei $<$ 1°, 5°, 10°, 20° und 30° C untersucht (Abb. 2). Als blaues Schwachlicht dienten verschiedene, der jeweiligen Temperatur angepaßte Intensitäten; und zwar bei:

$<$ 1° C	10	erg/cm² · sec
5° C	10 oder 50	„
10° C	50	„
20° C	250	„
30° C	250 oder 1250	„

Die Verlagerung der Chloroplasten begann ohne erkennbare Latenzzeit und war zwischen 5° und 30° nach spätestens drei Stunden mit voller Schwachlichtstellung abgeschlossen. Diese Verteilung blieb dann unverändert. Die Geschwindigkeit der Bewegung erreichte bei der relativ niederen Temperatur von 10° bereits ihr Maximum und war zwischen 10° und 30° nahezu gleich. Bei 5° verlief die Verlagerung deutlich langsamer.

Die beiden periklinen Wände jeder Zelle wurden gleichzeitig von den Chloroplasten besetzt. Die obere, lichtzugewandte Seite trug bei voller Schwachlichtstellung durchschnittlich 10 % mehr Plastiden als die untere. Die Dunkelkontrollen zeigten bei niederer und hoher Temperatur eine leicht erhöhte Zahl von Chloroplasten an den Außenwänden gegenüber den Werten bei 20° C.

Im zweiten Falle (Abb. 3), ausgehend von der Starklichtstellung, begann die Rückbewegung der Chloroplasten an die periklinen Wände bei 20° und 30° unmittelbar mit der Intensitätsverminderung, nur bei 10° zeigte sich eine kurze Latenzzeit. Die Reaktion war bei 10° nach 180 Minuten, bei 20° und 30° schon nach 60 Minuten durch Erreichen der Schwachlichtstellung abgeschlossen. Präparate, die auf Eis standen, reagierten fast nicht mehr.

Wiederum wurde bei den einzelnen Temperaturen mit der jeweils optimalen Lichtintensität eingestrahlt (siehe oben). Aber auch eine einheitliche Bestrahlung mit 250 erg/cm² · sec bei 10°, 20° und 30° erwies sich im Gegensatz zum zuerst beschriebenen Typ der Schwachlichtbewegung als optimal. Es schien, als hätte das zum Richten verwendete Starklicht die Zellen etwas unempfindlicher gemacht.

Zwei Stunden Schwachlicht vor dem Richten in Starklichtstellung oder eine Verlängerung der Starklichtbestrahlung auf fünf Stunden hatten keinen Einfluß auf die nachfolgende Geschwindigkeit der Chloroplastenverlagerung. Wurden die Präparate ohne vorherige Temperaturangleichung bestrahlt, so zeigte sich noch die erwartete Temperaturabhängigkeit der Reaktion zwischen 10° und 20°; sie war dagegen zwischen 20° und 30° nicht mehr deutlich zu beobachten.

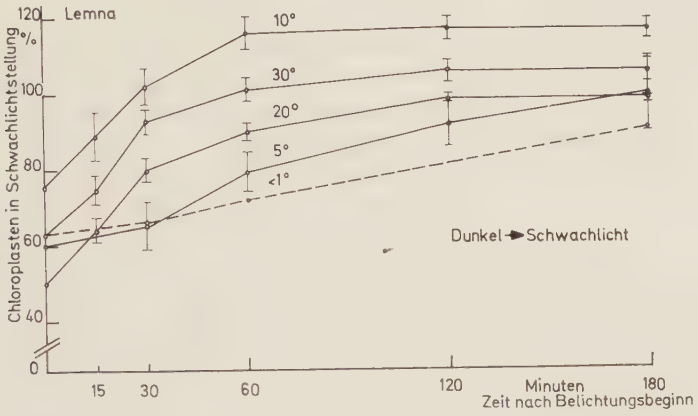

Abb. 2

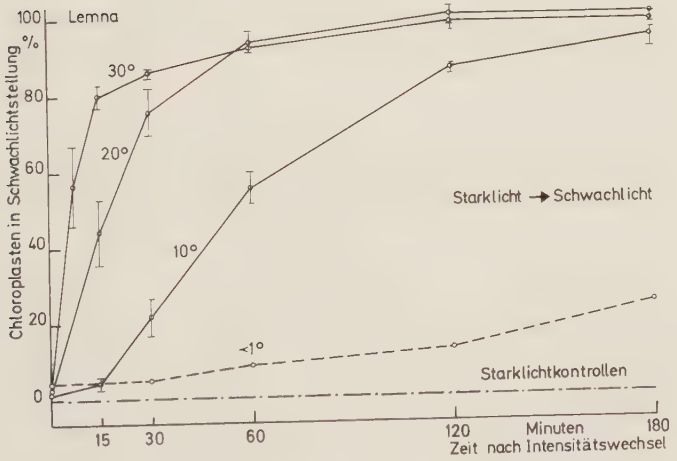

Abb. 3

Abb. 2 und 3: Verlauf der Schwachlichtbewegung bei *Lemna* im Blaulicht (BG 12 + BG 18) bei verschiedenen Temperaturen. Ausgangsposition: Dunkelstellung (Abb. 2) bzw. Starklichtstellung (Abb. 3).
Bei den einzelnen Temperaturen wurde mit der jeweils optimalen Lichtintensität eingestrahlt (siehe Text). An den Punkten sind die einfachen mittleren Fehler angegeben. 100 % Schwachlichtstellung = die Zahl der Chloroplasten an den periklinen Wänden bei 20° C und 250 erg/cm² · sec Blaulicht.

Bei der Plastidenverlagerung wurden die lichtabgewandten periklinen Wände stets früher besetzt. Dieses Verhalten hing zusammen mit der Lageeigentümlichkeit der Chloroplasten im Starklicht, wobei sie gehäuft die lichtfernen Enden der antiklinen Wände besetzt hatten. Wurden die Präparate auf spiegelnder Unterlage in Starklichtstellung gerichtet, so verteilten sich die Plastiden gleichmäßig an den antiklinen Wänden; im anschließenden einseitigen Schwachlicht besetzten die Chloroplasten dann die beiden periklinen Wände gleich schnell.

Mougeotia spec.

Da bei *Mougeotia* sowohl rotes wie auch blaues Dauerlicht eine Schwachlichtbewegung auszulösen vermag, wurde die Geschwindigkeit der Chloroplastendrehung von Profil- in Flächenstellung für beide Lichtqualitäten untersucht.

Bei der Bestrahlung mit *Rotlicht* war die Bewegung deutlich temperaturabhängig (Abb. 4). In 2° trat fast keine Reaktion mehr ein; in 5° lief sie unverhältnismäßig langsam ab, nach acht Stunden wurde noch keine volle Flächenstellung erreicht. Bei 10° wurde nach 2 Stunden, bei 20° und 30° nach einer Stunde das Ende der Reaktion beobachtet. Die Flächenstellung der Chloroplasten blieb dann erhalten.

In der Abbildung 4 ist der Reaktionsverlauf für eine Intensität von 1000 erg/cm² · sec einheitlich bei allen Temperaturen dargestellt. Die Belichtung mit 100, 5000 und 10 000 erg/cm² · sec ergab fast gleiche Kurven wie bei 1000 erg/cm² · sec. Bei 10 erg/cm² · sec betrug die Reaktionsgeschwindigkeit nur noch die Hälfte derjenigen bei 1000 erg/cm² · sec. Da der Primärprozeß bei dieser Intensität bereits gesättigt sein dürfte (vgl. Abb. 3 b in WEISENSEEL 1968), könnte die Wirkung der Intensität auf die Reaktionsgeschwindigkeit so verstanden werden, daß lichtabhängige Sekundärprozesse, wie Photophosphorylierung (FETZER 1963) oder Photodinese (ZURZYCKI 1962) eine Rolle spielen.

Auch im *Blaulicht* zeigte die Reaktionsgeschwindigkeit eine klare Abhängigkeit von der Temperatur (Abb. 5). Im Gegensatz zum Rotlicht nahm die Drehgeschwindigkeit von 2° bis 30° fortlaufend zu ohne auffallenden Sprung zwischen 2° und 10°. Bei 2° wurde innerhalb von acht Stunden volle Flächenstellung erreicht.

Die in Abbildung 5 dargestellten Kurven zeigen den Verlauf der Reaktion für eine bei den verschiedenen Temperaturen einheitliche Intensität von 1000 erg/cm² · sec. Die Reaktionsgeschwindigkeiten zwischen 10° und 30° sind denen im Rotlicht ähnlich. Wie im Rotlicht wurde auch im Blaulicht der Reaktionsverlauf bei verschiedenen Intensitäten untersucht (Kurven nicht dargestellt). Abweichend vom Rotlicht trat jedoch im Blaulicht Lichtsättigung für maximale Geschwindigkeit erst zwischen 100 und 1000 erg/cm² · sec auf. Andererseits zeigten sich bei 5000 erg/cm² · sec bereits Starklichtwirkungen, die bei 10 000 erg/cm² · sec sehr deutlich wurden (Abb. 6). Die letztgenannte Intensität wirkte bei 2°, 5° und 10° als Starklicht; bei 20° und 30° war zwar noch eine Schwachlichtstellung möglich, doch war die Reaktionsgeschwindigkeit deutlich verlangsamt gegenüber derjenigen bei der optimalen Intensität von 1000 erg/cm² · sec.

Diese Beobachtungen unterstreichen, wie wichtig es ist, bei Untersuchungen zur Temperaturabhängigkeit einer Chloroplastenbewegung mit der jeweils optimalen Bestrahlungsintensität zu arbeiten. Dadurch kann verhindert werden, daß das Licht

neben der Temperatur zum begrenzenden Faktor wird, der eine Bewegung nicht genügend fördert oder bereits hemmt.

Das auffallende Verhalten der Zellen im Rotlicht bei 2° gab Anlaß zu einem ergänzenden Versuch:

Zusätzlich zu sättigendem Rotlicht (6500 erg/cm² · sec), das senkrecht von oben auf die Präparate fiel, wurde aus der entgegengesetzten Richtung mit unteroptimalem Blaulicht von 10 erg/cm² · sec bestrahlt; die Präparate lagen bei diesen Versuchen auf farblosem Plexiglas. Das Ergebnis dieser Doppelbelichtung zeigt Abb. 7. Nach acht Stunden

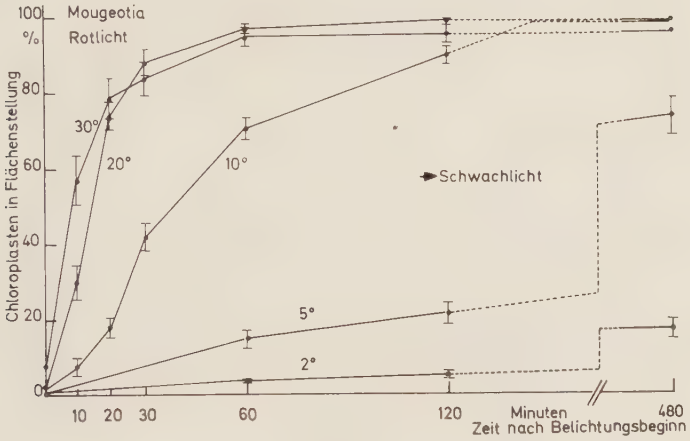

Abb. 4

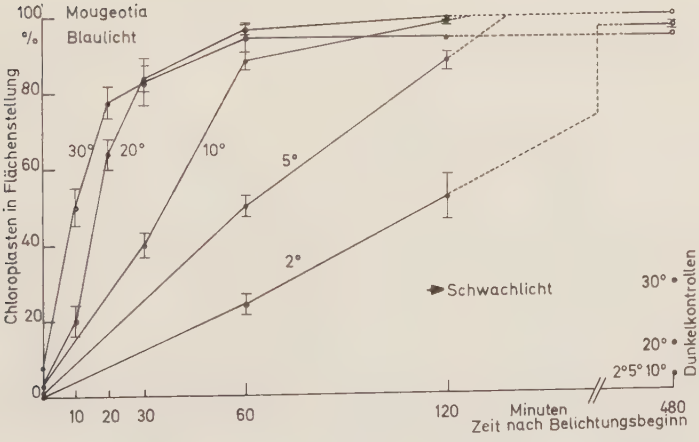

Abb. 5

Abb. 4 und 5: Verlauf der Schwachlichtbewegung bei *Mougeotia* im Rotlicht (AL 665) bzw. Blaulicht (AL 448) von 1000 erg/cm² · sec bei verschiedenen Temperaturen. Ausgangsposition: Profilstellung.

Dauerbelichtung trat eine deutliche Steigerung der Reaktionswerte gegenüber den Kontrollen auf. Die Reaktionswerte lagen signifikant höher als die bloße Addition der Wirkungen der Einzelbelichtungen.

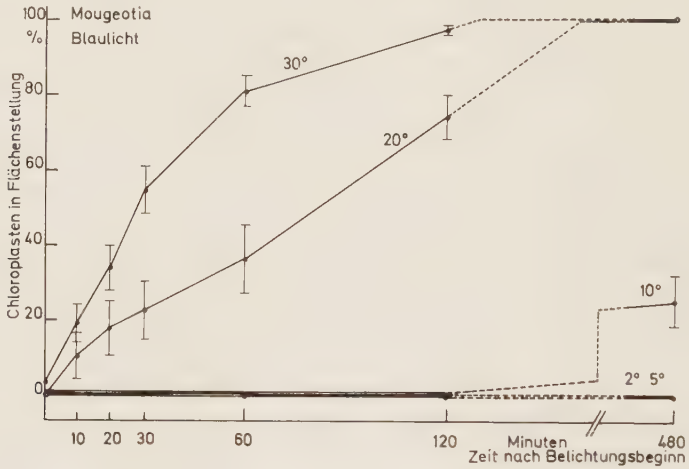

Abb. 6: Verlauf der «Schwachlicht»-Bewegung bei *Mougeotia* im Blaulicht (AL 448) von 10 000 erg/cm² · sec bei verschiedenen Temperaturen. Ausgangsposition: Profilstellung.

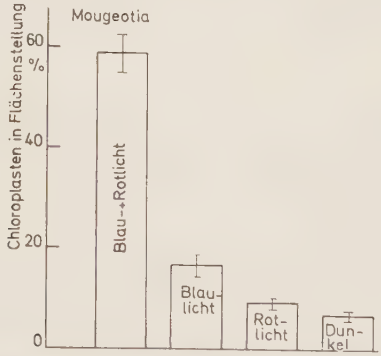

Abb. 7: Reaktionswerte bei *Mougeotia* nach acht Stunden Einzel- oder Doppelbelichtung mit Rotlicht (AL 665) von 6500 erg/cm² · sec und Blaulicht (AL 448) von 10 erg/cm² · sec. Alle Versuche bei 2° C.

Außerdem wurde in einigen orientierenden Versuchen bei 2° geprüft, welchen Einfluß die Schwingungsrichtung des linear polarisierten Rot- bzw. Blaulichtes auf die Reaktion hat*). Dabei zeigte sich, daß die Schwingungsrichtung des polarisierten Blaulichtes ohne Einfluß auf die Bewegung war. Im polarisierten Rotlicht dagegen war bei den Zellen, die überhaupt noch reagierten, nur quer zur Zellängsachse schwingendes Licht wirksam.

Nebenbei konnte wiederholt beobachtet werden, daß die beiden getrennten Randpartien eines

*) Linear polarisiertes Licht lieferten Polarexfolien der Fa. Käsemann.

Chloroplasten, bei dem das Mittelstück fehlte («Schienenchloroplast»), sich in gewohnter Weise richten ließen und auch eine normale Schwachlichtbewegung zeigten, so als ob beide Randpartien noch miteinander verbunden wären.

Selaginella martensii

Bei *Selaginella* diente als Ausgangslage für die Schwachlichtbewegung eine unvollkommene Starklichtstellung, da die Chloroplasten in der vollkommenen Starklichtstellung in ihrer Bewegungsfähigkeit gehemmt sind (vgl. Zurzycki und Zurzycka 1951). Der Verlauf der Reaktion wurde bei Bestrahlung mit blauem Dauerlicht von 1000 erg/cm² · sec für die Temperaturen 10° und 20° untersucht (Abb. 8). Die Verlagerungsgeschwindigkeit erwies sich dabei als temperaturabhängig: In 10° benötigten die Chloroplasten ca. vier Stunden, in 20° dagegen nur ca. zwei Stunden, um in die Flächenstellung zurückzukehren.

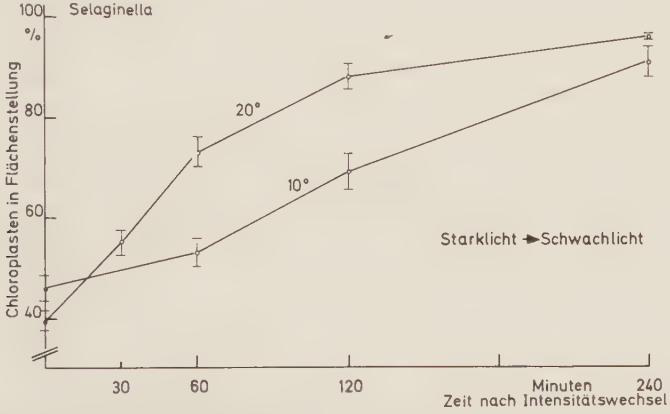

Abb. 8: Verlauf der Schwachlichtbewegung bei *Selaginella* im Blaulicht (BG 12) von 1000 erg/cm² · sec bei 10° C und 20° C. Ausgangsposition: unvollkommene Starklichtstellung.

Temperatur °C	Lemna				Mougeotia				Selaginella	
	Dunkel → Schwachlicht		Starklicht → Schwachlicht		Profilstellung → Flächenst.				Profilst. → Flächenstellung	
	Blaulicht				Rotlicht		Blaulicht		Blaulicht	
	V	Q_{10}	V	Q_{10}	V	Q_{10}	V	Q_{10}	V	Q_{10}
2					V_0^{60}= 0,6	[79,4]	V_0^{60}= 4,0	10,0		
5	V_0^{60}= 3,2	4,2			V_0^{60}= 2,2	[27,0]	V_0^{60}= 8,1	2,9		
10	V_0^{60}= 6,7	1,0	V_{15}^{30}= 11,2	2,5	V_0^{60}= 11,4	3,1	V_0^{60}=14,1	2,2	V_0^{120}=1,9	2,9
20	V_0^{60}= 6,7	1,1	V_0^{15}=28,0	1,8	V_0^{20}=35,5	1,4	V_0^{20}=30,3	1,4	V_0^{60} =5,6	
30	V_0^{60}= 6,3		V_0^{15}=50,5		V_0^{10}=49,2		V_0^{10}=41,5			

Tabelle 1

Zusammenstellung der statistischen Reaktionsgeschwindigkeiten der Schwachlichtbewegung bei verschiedenen Temperaturen und die daraus berechneten Q_{10}-Werte. V = Änderung der Prozent Schwachlicht- bzw. Flächenstellung in 10 Minuten; die Indices geben an, aus welchem Zeitintervall der Kurve der Wert berechnet wurde.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß bei allen drei untersuchten Objekten die Verlagerungsgeschwindigkeit der Chloroplasten im Schwachlicht temperaturabhängig ist. Wie die Tabelle 1 zeigt, ergibt sich bei einem Vergleich der Geschwindigkeiten bei jedem Objekt mindestens in *einem* Temperaturintervall ein Q_{10}-Wert von 2 bis 4. Mit steigender Temperatur nehmen die Q_{10}-Werte mehr oder minder rasch ab. Dies deutet auf eine Abhängigkeit der Chloroplastenbewegung von weiteren Faktoren hin, die dann begrenzend werden.

2. Starklichtbewegungen

Lemna trisulca

Bei *Lemna* sind, je nach Ausgangsstellung der Chloroplasten, zwei Typen der Starklichtbewegung möglich: Von Dunkelstellung in Starklichtstellung und von Schwachlichtstellung in Starklichtstellung.

Der Verlauf der Reaktion wurde beim ersten Bewegungstyp für die Temperaturen $< 1°$, $10°$, $20°$ und $30°$ untersucht (Abb. 9). Als blaues Starklicht diente einheitlich eine Intensität von 30 000 erg/cm² · sec.

Die Verlagerung begann bei $10°$, $20°$ und $30°$ unmittelbar mit dem Einsetzen des Starklichtes. Sie war bei hohen Temperaturen rascher beendet als bei niederen. Das Temperaturoptimum für die Bewegungsgeschwindigkeit war bei $20°$ fast erreicht. Bei $< 1°$ blieb die Zahl der Chloroplasten an den periklinen Wänden unverändert; die Plastiden wurden durch das mehrstündige Starklicht aber nicht geschädigt und reagierten nach Überführung in 20° normal.

Bei der Verlagerung in die Starklichtstellung verließen die Plastiden die beiden periklinen Wände der Zellen etwa gleichzeitig.

Im zweiten Falle, bei dem die Ausgangsverteilung volle Schwachlichtstellung war, hatten die Untersuchungen zur Reaktionsgeschwindigkeit folgendes Ergebnis (Abb. 10):

Die Bewegung an die antiklinen Wände setzte bei $> 10°$ unmittelbar mit der Erhöhung der Blaulichtintensität auf 30 000 erg/cm² · sec ein. Die Verlagerungsgeschwindigkeit stieg bei einer Temperaturerhöhung um $10°$ zwischen $10°$ und $30°$ jeweils auf das Doppelte. Sie erreichte bei 30° die höchsten überhaupt beobachteten Werte, wobei ca. 90 % der Chloroplasten in 15 Minuten verlagert wurden.

Beide periklinen Wände wurden von den Plastiden etwa gleichzeitig verlassen. Eine Verlängerung der Zeit der Temperaturangleichung um einige Stunden blieb ohne Wirkung auf die nachfolgende Starklichtbewegung.

Die für beide Typen der Starklichtbewegung eingestrahlte Intensität von 30 000 erg/cm² · sec erwies sich als ausreichend. Die Chloroplasten blieben nach Erreichen der Starklichtstellung in dieser Lage. Bei 10 000 erg/cm² · sec traten bei $20°$ und $30°$ Adaptationserscheinungen auf, wobei die Zahl der Chloroplasten an den periklinen Wänden im Verlauf einiger Stunden wieder zunahm (vgl. WEISENSEEL 1968, S. 65 f.).

Bei einer Temperatur von 30° wurde einige Male beobachtet, daß sich einzelne Chloroplasten 5- bis 10mal rascher als die übrigen und dabei meist quer über die ganze Zelle bewegten. Dies deutet darauf hin, daß das Plasma in der Zelle schneller strömt als die Plastiden verlagert werden, und daß es sich bei den sehr rasch bewegten Chloroplasten um solche handelt, die ihre Haftung am Ektoplasma ganz verloren haben.

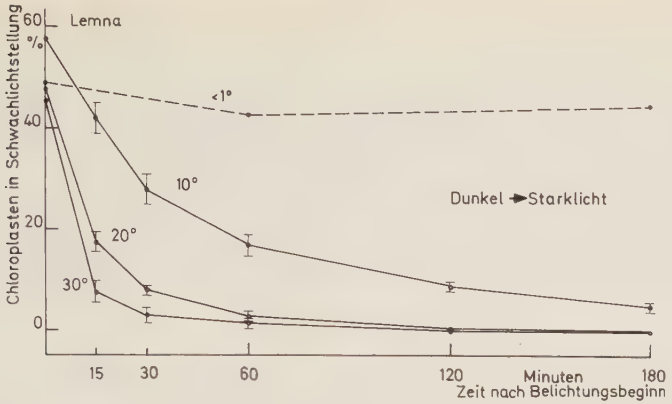

Abb. 9

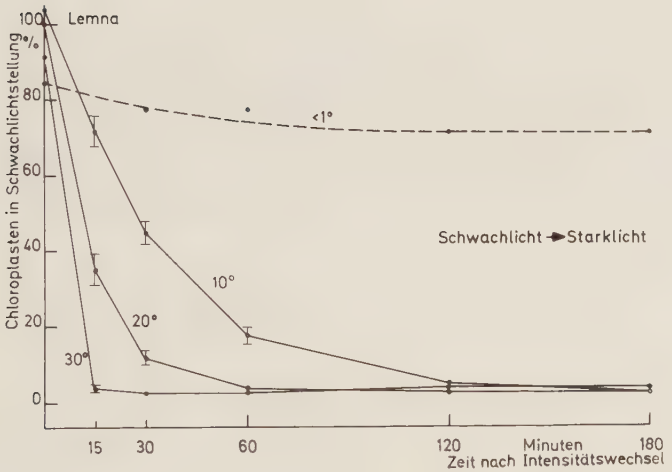

Abb. 10

Abb. 9 und 10: Verlauf der Starklichtbewegung bei *Lemna* im Blaulicht (BG 12 + BG 18) von 30 000 erg/cm² · sec bei verschiedenen Temperaturen. Ausgangsposition: Dunkelstellung (Abb. 9) bzw. Starklichtstellung (Abb. 10). (Ordinatenmaßstab in Abb. 9 gedehnt).

Mougeotia spec.

Für die Starklichtbewegung bei *Mougeotia* wurde bei allen drei untersuchten Temperaturen mit einer Blaulichtintensität von 100 000 erg/cm² · sec bestrahlt. Damit wurde verhindert, daß die Lichtintensität zum begrenzenden Faktor wurde.

Die Reaktionsgeschwindigkeit erwies sich dabei, im Gegensatz zu früheren Untersuchungen (Mugele 1962), als temperaturabhängig (Abb. 11). Besonders deutlich

zeigte sich der Einfluß der Temperatur bei einem Vergleich der Drehgeschwindigkeiten in 5° und 15°. Bei 15° war das Temperaturoptimum für die Bewegung fast erreicht. Bei 2° erreichten die Chloroplasten innerhalb von acht Stunden fast vollkommene Profilstellung (Kurvenverlauf in Abb. 11 nicht dargestellt). Die Reaktionsgeschwindigkeit wurde wahrscheinlich bei niederen Temperaturen dadurch mitbeeinflußt, daß sich die Chloroplasten während der Versuchszeit zunehmend der Länge nach kontrahierten. Diese Vermutung konnte bestätigt werden: Wurde bei 5° nur mit einer Intensität von 10 000 erg/cm² · sec belichtet, so war die Längskontraktion der Chloroplasten weit weniger stark, und die Bewegung in Profilstellung verlief rascher (siehe strichpunktierte Kurve in Abb. 11).

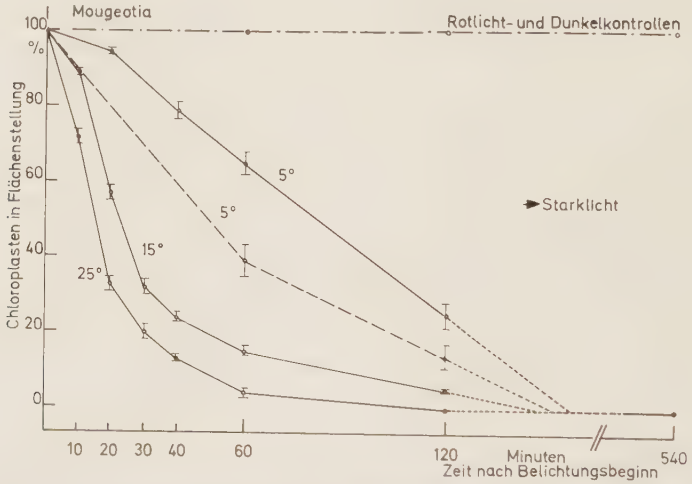

Abb. 11: Verlauf der Starklichtbewegung bei *Mougeotia* im Blaulicht (BG 12) von 100 000 erg/cm² · sec bei verschiedenen Temperaturen; strichpunktierte Kurve: 10 000 erg/cm² · sec Blaulicht (AL 448). Ausgangsposition: Flächenstellung.

Die Verkürzung der Plastiden (Abb. 12), die voll reversibel verlief, war typisch für blaues Licht; sie wurde im Rotlicht nie beobachtet. Sie war nach acht Stunden Versuchszeit um so ausgeprägter, je stärker die Intensität des Blaulichtes und je tiefer die Temperatur war. Bemerkenswert ist noch, daß sich die kontrahierten Chloroplasten bei der Überführung der Präparate in Zimmertemperatur und schwaches Weißlicht noch im verkürzten Zustand zu drehen begannen (Abb. 12 b).

Die hohe Bestrahlungsintensität von 100 000 erg/cm² · sec Blaulicht schädigte die Zellen in keinem Falle. Kamen die Präparate nach Versuchsende in schwaches Weißlicht und 20°, so verhielten sich die Chloroplasten normal.

Selaginella martensii

Auch bei *Selaginella* erwies sich die Verlagerung der Chloroplasten im blauen Starklicht von 30 000 erg/cm² · sec als temperaturabhängig (Abb. 13).

Auffallend war, daß die Bewegung nach zwei Stunden fast beendet war, wobei die

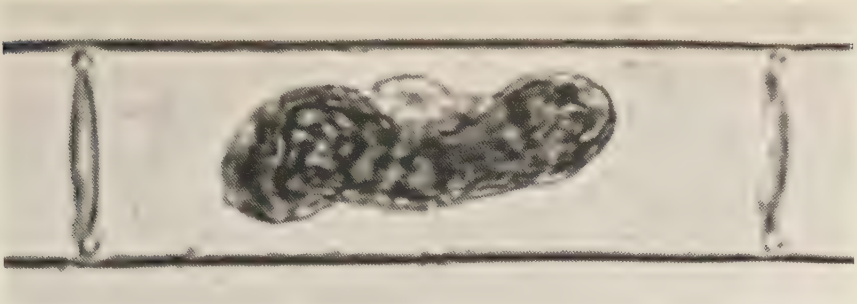

Abb. 12 b

Abb. 12 a

Abb. 12: Kontrahierte Chloroplasten nach acht Stunden Blaulicht von 100 000 erg/cm² · sec bei 5° C. a) vor Übertragung, b) nach Übertragung in schwaches Weißlicht bei 20°, beginnende Drehung in Flächenstellung.

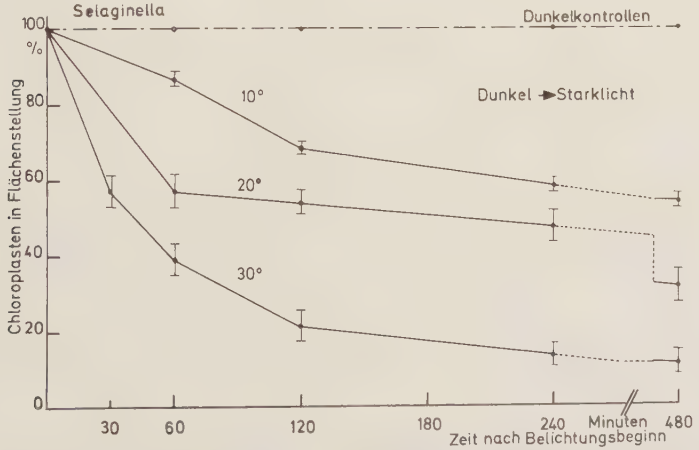

Abb. 13: Verlauf der Starklichtbewegung bei *Selaginella* im Blaulicht (BG 12) von 30 000 erg/cm² · sec bei verschiedenen Temperaturen. Ausgangslage: Flächenstellung.

Chloroplasten bei 10° und 20° noch nicht einmal den halben Weg zur Profilstellung zurückgelegt hatten. Dieses frühe Ende der Reaktion hängt vermutlich mit der Präparationsmethode zusammen.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß die Starklichtbewegung bei allen drei untersuchten Objekten von der Temperatur beeinflußt wird. In Tabelle 2 sind die Reaktionsgeschwindigkeiten und die daraus berechneten Q_{10}-Werte für die Starklichtbewegungen aller drei Objekte zusammengestellt.

Temperatur °C	Lemna				Mougeotia		Selaginella	
	Dunkel → Starklicht		Schwachlicht → Starklicht		Flächenst. → Profilstellung		Flächenst. → Profilstellung	
	Blaulicht				Blaulicht		Blaulicht	
	V	Q_{10}	V	Q_{10}	V	Q_{10}	V	Q_{10}
10	V_0^{15} = 10,8	1,9	V_0^{15} = 21,0	2,0			V_0^{120} = 2,7	2,7
20	V_0^{15} = 21,0	1,2	V_0^{15} = 43,0	1,4			V_0^{60} = 7,2	2,0
30	V_0^{15} = 25,5		V_0^{15} = 59,5				V_0^{30} = 14,4	
5					V_0^{60} = 5,9 (10,2)	3,8 (2,2)		
15					V_0^{30} = 22,5	1,5		
25					V_0^{20} = 33,6			

Tabelle 2

Zusammenstellung der statistischen Reaktionsgeschwindigkeiten der Starklichtbewegung bei verschiedenen Temperaturen und der daraus berechneten Q_{10}-Werte (sonst wie Tab. 1).

3. Dunkelbewegungen

Die Verlagerung der Chloroplasten nach dem Abdunkeln wurde nur bei *Lemna* untersucht. In einem Falle war die Ausgangslage die Schwachlichtstellung, im anderen die Starklichtstellung.

Im ersten Falle wurde der Reaktionsverlauf für die Temperaturen < 1°, 10°, 20° und 30° geprüft. Durch entsprechende Wahl der Blaulichtintensität (siehe S. 156) während der Temperaturangleichung war es möglich, vor dem Verdunkeln stets volle Schwachlichtstellung zu erhalten.

Die Verlagerung der Plastiden begann bei allen untersuchten Temperaturen mit dem Abdunkeln ohne erkennbare Latenzzeit (Abb. 14). Die Reaktionsgeschwindigkeit war deutlich temperaturabhängig. Sie verlief bei 10° langsamer als bei 20°. Bei 20° und 30° war sie annähernd gleich, doch konnte sie, wie wiederholte Versuche zeigten, bei 30° auch etwas rascher sein. Auffällig war hier, wie auch schon früher erwähnt wurde, der höhere Endwert nach 180 Minuten bei 30° gegenüber 20° C.

Die Zahl der Chloroplasten an den oberen und unteren periklinen Wänden nahm gleichzeitig ab.

Eine Verlängerung der vorherigen Schwachlichtbestrahlung blieb ohne Einfluß auf die nachfolgende Dunkelbewegung.

Wurden die Chloroplasten mit Blaulicht von 1250 erg/cm² · sec gerichtet und wurde diese Intensität während der Temperaturangleichung in 10° beibehalten, so

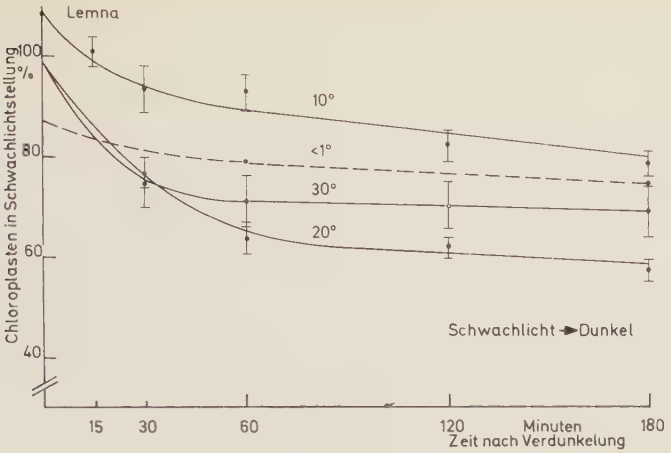

Abb. 14

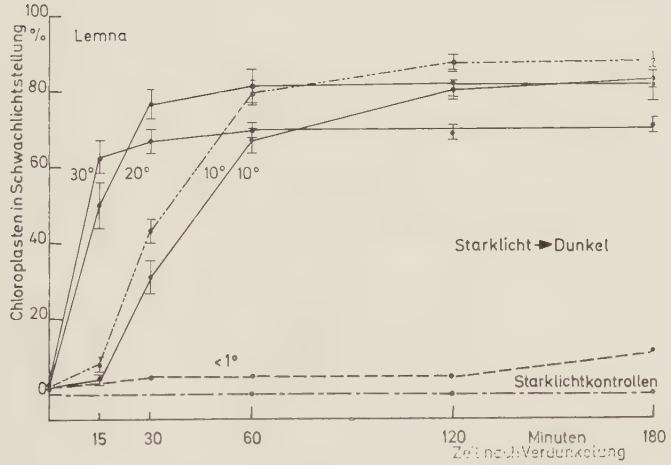

Abb. 15

Abb. 14 und 15: Verlauf der Dunkelbewegungen bei *Lemna* nach vorausgegangenem Schwachlicht (Abb. 14) bzw. Starklicht (Abb. 15) bei verschiedenen Temperaturen.

nahm die Zahl der Plastiden an den periklinen Wänden um ca. 20 Prozent gegenüber dem Ausgangswert ab. Das entspricht dem früheren Befund (Weisenseel 1968), nach dem diese Intensität bei 20° nur wenig überoptimal für die Schwachlichtstellung ist, bei 10° jedoch schon deutlichen Übergang zum Starklichteffekt zeigt. In diesem Falle wanderten die Chloroplasten nach dem Verdunkeln zunächst an die periklinen Wände zurück und begannen erst dann, sich an alle Zellwände zu verteilen. Dadurch wurde

eine «Latenzzeit» der Dunkelreaktion vorgetäuscht. Der zuletzt beschriebene (nicht in Kurven dargestellte) Versuch leitet über zum zweiten Typ der Dunkelbewegung, bei dem die Ausgangslage die Starklichtstellung war (Abb. 15).

Hier setzte mit dem Verdunkeln, bei 20° und 30° sofort, bei 10° nach einer kurzen Latenzzeit, eine starke Rückbewegung der Plastiden an die periklinen Wände ein. Dabei wurde aber in keinem Fall eine volle Schwachlichtstellung erreicht. Diese Bewegung an die periklinen Wände war bei 30° und 20° nach ca. 30 Minuten abgeschlossen, bei 10° nach drei Stunden. Ernst nach diesen Zeiten begannen sich die Chloroplasten langsam an alle Zellwände zu verteilen. Die volle Dunkelstellung wurde nach acht bis zwölf Stunden erreicht (Kurvenverlauf in Abb. 15 nicht mehr dargestellt).

Die vor dem Verdunkeln lichtabgewandten periklinen Wände wurden stets rascher besetzt als die gegenüberliegenden Wände. Das hing wiederum mit der Lageeigentümlichkeit der Chloroplasten im Starklicht zusammen. Eine Verlängerung der Temperaturangleichung bis sieben Stunden beeinflußte die Geschwindigkeit der Dunkelreaktion nicht.

Wurden bei 10° während der Temperaturangleichung nur mit einer Intensität von 6000 erg/cm² · sec an Stelle der üblichen 30 000 erg/cm² · sec bestrahlt, so blieb die Starklichtstellung erhalten, aber die sonst auftretende leichte Aggregation der Plastiden trat nicht ein. Die Geschwindigkeit der anschließenden Dunkelbewegung war dann etwas größer (siehe unterbrochene Kurve in Abb. 15).

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß auch die Dunkelbewegung bei *Lemna* von der Temperatur beeinflußt wird. Die Geschwindigkeiten der Dunkelbewegungen und die daraus berechneten Q_{10}-Werte gibt Tabelle 3 wieder.

Temperatur °C	Lemna			
	Schwachlicht → Dunkel		Starklicht → Dunkel	
	Blaulicht			
	V	Q_{10}	V	Q_{10}
10	$V_0^{60} = 2{,}5$	3,1	$V_{15}^{60} = 14{,}0$	2,2
20	$V_0^{30} = 7{,}8$		$V_{15}^{15} = 31{,}5$	
30	$V_0^{30} = 8{,}2$	1,1	$V_0^{15} = 41{,}5$	1,3

Tabelle 3

Zusammenstellung der statistischen Reaktionsgeschwindigkeiten der Dunkelbewegung bei verschiedenen Temperaturen und der daraus berechneten Q_{10}-Werte (sonst wie Tab. 1).

Diskussion

Aus der Beobachtung, daß bei allen untersuchten Reaktionstypen die Geschwindigkeit der Chloroplastenbewegung temperaturabhängig ist, kann geschlossen werden, daß die Plastidenverlagerungen von chemischen Prozessen begrenzt werden. Die Abnahme der Q_{10}-Werte mit steigender Temperatur ist charakteristisch für physiologische Vorgänge.

Die Widersprüche unserer Ergebnisse zu denen früherer Untersucher erklären sich im wesentlichen daraus, daß nicht alle möglichen Temperaturbereiche geprüft wurden, und daß die Beziehung zwischen Intensitätsbedarf und Temperatur sowie die Adap-

tationserscheinungen nicht beachtet wurden. Aus letzteren Gründen war es damals nicht möglich, bei den verschiedenen Temperaturen volle Schwachlicht- bzw. Starklichtstellung als Ausgangs- oder Endlage zu erhalten. Dadurch konnten Temperatureinflüsse auf die Verlagerungsgeschwindigkeit der Chloroplasten nur ungenau erkannt werden. Ein Beispiel dafür wurde hier bei der Dunkelbewegung gezeigt (Vortäuschung einer Latenzperiode).

Zur Schwachlichtbewegung

Bei *Lemna* (vgl. auch Haupt und Weisenseel 1966) erreichte die Geschwindigkeit der Reaktion von der Dunkelstellung in die Schwachlichtstellung ihr Maximum bereits bei 10°. Dieses Verhalten könnte durch einen Mangel an energiereichen Verbindungen in der Zelle begründet sein. Es kann angenommen werden, daß das Medium unter dem Deckglas während der Dunkelheit an Sauerstoff verarmte und somit die oxydative Phosphorylierung, die für die Schwachlichtbewegung eine wichtige Rolle spielt (Fetzer 1963; Zurzycki 1965), begrenzt wurde. Diese Annahme wird durch die Beobachtung gestützt, daß der andere Typ der Schwachlichtbewegung, bei dem die Chloroplasten durch Licht gerichtet wurden (Starklichtstellung → Schwachlichtstellung) und daher Photosynthese betreiben konnten, ein höheres Temperaturoptimum und eine insgesamt höhere Verlagerungsgeschwindigkeit zeigt.

Die Unterschiede in den Geschwindigkeiten beider Schwachlichtbewegungen lassen sich neben der Frage des Energieangebotes auch dadurch verstehen, daß das verwendete schwache Blaulicht die Viskosität des Plasmas erhöht und die Haftpunkte der Chloroplasten am Ektoplasma verfestigt. Der Übergang zum starken Blaulicht dagegen erniedrigt die Plasmaviskosität und wirkt lösend auf die Haftpunkte (Zurzycki 1960, 1962; Seitz 1964).

Die Ergebnisse an *Mougeotia* im Rotlicht stimmen überein mit den von Mugele (1962) gemachten Beobachtungen bei Induktionsbelichtung. Daneben erwies sich die Reaktionsgeschwindigkeit auch im Blaulicht als temperaturabhängig. Die Untersuchungen an *Selaginella,* zu denen keine früheren Angaben vorliegen, fügen sich gut in das Bild ein, daß die Schwachlichtbewegungen generell temperaturabhängig sind.

Zur Starklichtbewegung

Bei *Lemna* zeigte der Bewegungstyp, bei dem die Dunkelstellung die Ausgangslage war, ein niedrigeres Temperaturoptimum als der Typ, der von der Schwachlichtstellung ausging. Dies könnte wiederum durch einen gewissen Energiemangel infolge fehlender Photosynthese verursacht sein. Die relativ hohen Verlagerungsgeschwindigkeiten beider Reaktionen können auf die viscositätserniedrigende und haftpunktlösende Wirkung beim Einsetzen des Starklichtes (Zurzycki 1960, 1962) und auf die vermutlich starke Photophosphorylierung zurückgeführt werden.

Bei den Ergebnissen von Zurzycka und Zurzycki (1950) zur Starklichtbewegung nahm die Zahl der Chloroplasten an den periklinen Wänden nach einiger Zeit bei

20° und 30° wieder zu. Dabei handelte es sich wahrscheinlich um Adaptationserscheinungen infolge zu geringer Intensität.

Zu geringe Intensität war vermutlich auch die Ursache dafür, daß MUGELE (1962) bei *Mougeotia* keine Temperaturabhängigkeit der Starklichtbewegung fand. Die von ihm verwendete Blaulichtintensität war bei 10° ausreichend, dürfte aber bei 20° zum begrenzenden Faktor geworden sein, der die Bewegung «gebremst» hat.

Die Ergebnisse an *Selaginella* stimmen mit denen von MAYER (1964) überein.

Zur Dunkelbewegung bei *Lemna*

Der allmähliche Abbau des starken biophysikalischen oder biochemischen Gradienten, der durch das Einstrahlen des Blaulichtes hoher Intensität entstand, könnte der Grund dafür sein, daß die Chloroplasten bei der Verlagerung von der Starklichtstellung zur Dunkelstellung zuerst in eine unvollkommene Schwachlichtstellung gehen, anstatt sich sofort gleichmäßig in der Zelle zu verteilen. Der «Starklichtgradient» durchläuft beim Abklingen in Dunkelheit gewissermaßen eine Phase, die dem «Schwachlichtgradienten» entspricht. Da bei niedriger Temperatur trotz verlangsamter Reaktionsgeschwindigkeit mehr Plastiden an die periklinen Wände wanderten, kann angenommen werden, daß hier der Schwachlichtgradient länger als bei 20° oder 30° wirksam blieb. Dies aber weist wieder darauf hin, daß das Abklingen eines Gradienten temperaturabhängig ist (vgl. auch WEISENSEEL 1968).

Die langen Latenzzeiten bei den Versuchen von ZURZYCKA und ZURZYCKI (1950) waren wahrscheinlich eine Folge zu hoher Intensität, mit der die Chloroplasten in «Schwachlichtstellung» gerichtet wurden. Die Ausgangslage war somit bei niederer Temperatur eine leichte Starklichtstellung mit der Tendenz der Plastiden zur Schwachlichtstellung beim Einsetzen der Dunkelheit.

Bei kritischer Betrachtung der Verlagerungsgeschwindigkeiten der *Lemna*chloroplasten sollte nicht unerwähnt bleiben, daß mit der verwendeten Meßmethode eine eventuelle Änderung des Mäandrierens der Plastiden mit der Temperatur nicht erfaßt wurde. Eine starke Veränderung der Bewegungsfiguren (vgl. ZURZYCKA und ZURZYCKI 1957) mit wechselnder Temperatur könnte die Verlagerungsgeschwindigkeit nicht unwesentlich beeinflußt haben. Zur Klärung dieser Frage wären kinematographische Studien bei verschiedenen Temperaturen notwendig.

Aus den vorliegenden Ergebnissen, die eine gute Übereinstimmung bei den drei verglichenen Pflanzen zeigen, dürfen wir annehmen, daß hier ähnliche Folgeprozesse ablaufen. Damit sind wir dem Verständnis der lichtinduzierten Chloroplastenbewegung einen Schritt näher gekommen.

Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Literatur

DORSCHEIDT, T., und A. WARTENBERG: Planta *70*, 187 (1966).
FETZER, J.: Z. Bot. *51*, 468 (1963).
FISCHER-ARNOLD, G.: Protoplasma *56*, 495 (1962).

Haupt, W.: Planta *53*, 484 (1959).
– Ann. Rev. Plant Physiol. *16*, 267 (1965).
Haupt, W., und R. Thiele: Planta *56*, 388 (1961).
Haupt, W., und M. Weisenseel: Naturwiss. *53*, 411 (1966).
Mayer, F.: Z. Bot. *52*, 346 (1965).
Mugele, F.: Z. Bot. *50*, 368 (1962).
Schönbohm, E.: Z. Bot. *51*, 233 (1963).
– Z. Pflanzenphysiol. *55*, 278 (1966).
Seitz, K.: Protoplasma *58*, 621 (1964).
Senn, G.: Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzenchromatophoren. Wilhelm Engelmann, Leipzig (1908).
Weisenseel, M.: Z. Pflanzenphysiol. *59*, 56 (1968).
Zurzycka, A., and J. Zurzycki: Acta Soc. Bot. Polon. *20*, 665 (1950).
Zurzycki, J., and A. Zurzycka: Bull. Acad. Sci. Cracovie B 1, 235 (1951).
Zurzycka, A., and J. Zurzycki: Acta Soc. Bot. Polon. *26*, 177 (1957).
Zurzycki, J.: Acta Soc. Bot. Polon. *29*, 385 (1960).
– Acta Soc. Bot. Polon. *31*, 489 (1962).
– Acta Soc. Bot. Polon. *34*, 637 (1965).

Dr. Manfred Weisenseel, Botanisches Institut, 852 Erlangen, Schloßgarten 4.

Lebenslauf

Mein Name ist MANFRED WEISENSEEL. Ich wurde am 30. September 1939 in Regensburg als erstes Kind des techn. B.B.-Oberinspektors HERMANN WEISENSEEL und seiner Ehefrau Thea geb. SCHIESSL geboren.

In Regensburg besuchte ich von 1945–1950 die Volksschule und von 1950–1959 die Goethe-Oberrealschule. Mit dem Wintersemester 1959/60 nahm ich an der Universität Erlangen das Studium in den Fächern Leibeserziehung, Biologie, Chemie auf. Im Sommer 1960 legte ich die praktische Prüfung im Fache Leibeserziehung ab. Im Wintersemester 1960/61 mußte ich auf Grund eines Sportunfalles mein Studium unterbrechen. Danach studierte ich bis zum Sommersemester 1967 an der Universität Erlangen. Im Herbst 1964 bestand ich die Prüfung in Philosophie; im Herbst 1966 legte ich das Staatsexamen in den Fächern Biologie und Leibeserziehung ab und ein Jahr später im Fache Chemie.

Von 1964–1967 arbeitete ich am Botanischen Institut bei Herrn Prof. Dr. W. HAUPT an der vorliegenden Dissertation.